



CIRAD

Centre de coopération
internationale en
recherche
agronomique pour le
développement



Manizales, Caldas
Colombia



International Plant
Genetic Resources
Institute

**CARACTERIZACION DEL GERMOPLASMA DE *Carica papaya* L.
DEL ARCO ANTILLANO Y VENEZUELA, ASISTIDA POR
MARCADORES FENOTIPICOS E IZOENZIMATICOS**

JOHN ALBEIRO OCAMPO PEREZ

**Universidad de Caldas
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Programa de Agronomía
Manizales
2000**

**CARACTERIZACIÓN DEL GERMOPLASMA DE *Carica papaya* L. DEL ARCO
ANTILLANO Y VENEZUELA ASISTIDA POR MARCADORES FENOTÍPICOS E
ISOENZIMÁTICOS**

JOHN ALBEIRO OCAMPO PÉREZ

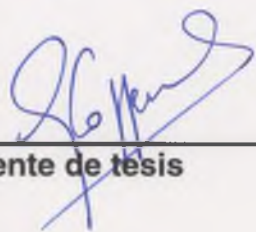
**Tesis para optar al título de
Ingeniero Agrónomo**

**Presidente
GEO COPPENS D'EECKENBRUGGE
Ingeniero Agrónomo Ph.D.
CIRAD-FLHOR/IPGRI**

**Copresidente
PATRICK OLLITRAULT
Biólogo Ph.D.
CIRAD-FLHOR**

**UNIVERSIDAD DE CALDAS
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECURIAS
PROGRAMA AGRONOMIA
MANIZALES
2000**

Nota de aceptación :



Presidente de tesis

Jurado

Jurado

Jurado

Manizales, Junio del 2000

**Este triunfo te lo dedico a ti, Rocio.,
madre querida. Con tu esfuerzo y apoyo
logré esta meta tan anhelada en mi
vida.**

José Alberto Ocampo Pérez

AGRADECIMIENTOS

El autor expresa sus agradecimientos a

Geo Coppens d'Eeckenbrugge, Ph.D., CIRAD-FLHOR/IPGRI. Por haberme permitido cumplir uno de mis mayores sueños, y que con su conocimiento y sabiduría ser mi gran maestro en el campo de la investigación.

Patrick Ollitrault, Ph.D., CIRAD-FLHOR. Por tu inmensa paciencia y conocimiento me permitiste afrontar este reto con dedicación y humildad.

Patrick Fournier, Ph.D., CIRAD-FLHOR y a los trabajadores de campo Frédéric y Emille por su cooperación en la logística de la toma de datos de la caracterización morfológica.

A todas las personas de la oficina del IPGRI y en especial a Ana Luisa Triana y Dimary Libreros por su gentileza y colaboración en la presentación de la revisión bibliográfica.

Olivier Gardet, Alexandre Nikolay, Frédéric Leblanc y Audrey de Laval (VAT del CIRAD-FLHOR). Que con su compañía y sencillez me permitieron conocer más de esa gran cultura, la francesa.

A todas aquellas personas en el mundo que han contribuido para que el cultivo de la papaya tenga un mayor desarrollo y tecnología para los agricultores.

Muchas gracias

Merci beaucoup

Thanks very much

Muito obrigado

TABLA DE CONTENIDO

	Pág
INTRODUCCION	xix
1. OBJETIVOS	21
1.1 Objetivos generales	21
1.2 Objetivos específicos	21
2. REVISION DE LITERATURA	22
2.1 DIVERSIDAD Y RECURSOS GENETICOS	22
2.2.1 Taxonomía del género <i>Carica</i>	22
2.2. ESPECIES DE IMPORTANCIA ECONOMICA	23
2.2.1 <i>Carica papaya</i> Linneus	23
2.2.2 <i>Carica pubescens</i> (Solms-Laub)	23
2.2.3 <i>Carica x heilbornii</i> (Badillo)	24
2.2.4 <i>Carica monoica</i> (Desf)	24
2.2.5 <i>Carica cauliflora</i> (Jacq)	24
2.2.6 <i>Carica goudotiana</i> (Triana y Planchon)	25
2.2.7 <i>Carica quercifolia</i> (Saint-Hilaire) Hieron	25
2.2.8 <i>Carica candicans</i> A. Gray	25
2.3 CULTIVARES IMPORTANTES DE LA PAPAYA COMUN	26

2.4 DISPONIBILIDAD DE RECURSOS GENETICOS	27
2.5 BIOLOGIA FLORAL	28
2.5.1 Citogenética	28
2.5.2 Polimorfismo sexual	28
2.5.3 Determinismo genético	28
2.5.4 Polinización	29
2.5.5 Formación de la semilla	29
2.5.6 Hibridación interespecífica	30
2.6 REQUERIMIENTOS ECOLOGICOS	30
2.6.1 Clima	30
2.6.2 Suelo	31
2.7 PROPAGACION	31
2.7.1 Semillas	31
2.7.2 Vegetativa	31
2.8 MANEJO DEL CULTIVO DE LA PAPAYA COMUN	31
2.8.1 Fertilización	31
2.8.2 Irrigación	32
2.8.3 Control de malezas	32
2.9 COSECHA	32
2.10 PRODUCCION	32
2.11 PLAGAS Y ENFERMEDADES	33
2.11.1 Plagas	33
2.11.1.1 Homópteros	33
2.11.1.2 Dípteros	33
2.11.1.3 Coleópteros	33
2.11.1.4 Himenópteros	34

2.11.1.5 Lepidópteros	34
2.11.1.6 Acaros	34
2.11.1.7 Nematodos	34
2.11.1.8 Otras plagas	34
2.11.2 Enfermedades	34
2.11.2.1 Causadas por hongos	34
2.11.2.2 Causadas por virus	35
2.11.2.2.1 Virus de la mancha anular de la papaya (PRSV)	35
2.11.2.2.2 Mosaico de la papaya (PaMV)	35
2.11.2.3 Causadas por bacterias	36
2.11.2.3.1 Cogollo arrepollado (<i>El Bunchy top</i>)	36
2.11.2.3.2 Marchitez o decline bacteriano	36
2.11.2.3.3 Mancha bacteriana	37
2.12 USOS Y COMPOSICION	37
2.12.1 Alimento para humanos	37
2.12.2 Alimento para animales	38
2.12.3 Uso industrial	38
2.12.4 Usos medicinales	38
2.12.5 Composición química del fruto	38
2.13 MEJORAMIENTO GENETICO	39
2.14 APLICACIONES BIOTECNOLOGICAS	40
2.14.1 Cultivo de tejidos	40
2.14.1.1 Micropropagación	40
2.14.1.2 Variación somaclonal	41
2.14.1.3 Haplóides	41
2.14.1.4 Hibridos interespecíficos y cultivo de embriones y protoplastos	42
2.14.2 Transformación genética	43
2.14.3 Marcadores	43

2.14.3.1 Marcadores bioquímicos	43
2.14.3.2 Marcadores del ADN	44
3. MATERIALES Y METODOS	46
3.1 Material	46
3.2 Uso de descriptores	46
3.3 Electroforesis enzimática	49
3.3.1 Extracción de proteínas	49
3.3.2 Preparación del gel de almidón	49
3.3.3 Migración	50
3.3.4 Revelación	50
3.3.5 Análisis de los zimogramas	50
3.4 Análisis de datos	50
4. RESULTADOS	52
4.1 Caracterización del tipo sexual	52
4.2 Caracterización morfológica	56
4.2.1 Descriptores cuantitativos	55
4.2.1.1 Análisis de varianza	55
4.2.1.2 Análisis de componentes principales	57
4.2.1.2.1 Datos de accesiones con parte de las características del fruto	57
4.2.1.2.2 Datos de accesiones hembras con todas las características del fruto	62
4.2.1.2.3 Datos de accesiones con hembras y machos	62
4.2.1.2.4 Datos de accesiones con hembras y hermafroditas	64
4.2.1.3 Agrupamiento por mayor proximidad (neighbor joining)	69

4.2.2 Descriptores cualitativos	70
4.2.2.1 Datos de accesiones con parte de las características del fruto	71
4.3 Caracterización isoenzimática	71
4.3.1 Distancias y diversidad genética (NEI)	74
4.3.2 Agrupamiento por mayor proximidad (neighbor joining)	75
5. DISCUSION	77
5.1 Perspectivas	79
6. CONCLUSIONES	81
BIBLIOGRAFIA	82
ANEXOS	96

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Países con los mayores bancos de germoplasma de papaya en el mundo	27
Tabla 2. Relación de los sexos resultantes del cruzamiento y autofecundación de las formas sexuales de la papaya	29
Tabla 3. Evaluación de híbridos interespecíficos dentro del género <i>Carica</i> por técnicas convencionales de mejoramiento	30
Tabla 4. Composición química de <i>C. pubescens</i> y <i>C. papaya</i> (por 100 g de pulpa)	39
Tabla 5. Resultados de hibridaciones interespecíficas mediante técnicas de rescate y cultivo de embriones	42
Tabla 6. Colección del germoplasma antillano y venezolano de <i>Carica papaya</i> L. del CIRAD-FLHOR en Guadeloupe, Francia	47
Tabla 7. Lista de descriptores usados para la caracterización morfológica	48
Tabla 8. Isoenzimas evaluadas sobre la colección de <i>Carica papaya</i> L.	49
Tabla 9. Distribución de los tipos sexuales en la colección de <i>Carica papaya</i> L.	53
Tabla 10. Análisis de varianza sobre los descriptores cuantitativos de los tipos sexuales hembra y macho	56

Tabla 11. Coeficientes de correlación de los descriptores cuantitativos y cualitativos ordinales	58
---------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 12. Coeficientes de correlación de los descriptores cuantitativos con los componentes principales (rotación varimax normalizado)	59
-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 13. Coeficientes de correlaciones de los descriptores cuantitativos para los tipos sexuales hembras y machos	64
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 14. Coeficientes de correlación de los descriptores cuantitativos con los componentes principales (rotación varimax normalizado)	65
-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 15. Coeficientes de correlación para los descriptores cuantitativos relacionados con el fruto en los tipos sexuales hembra y hermafrodita	66
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 16. Coeficientes de correlación de los descriptores cuantitativos con los componentes principales para los tipos sexuales hembra y hermafrodita (rotación varimax normalizado)	67
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 17. Distancias genéticas entre los principales orígenes representados en la colección antillana y venezolana, y estructuración de la diversidad en cada país	75
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Sintomatología de la marchitez bacteriana en <i>Carica papaya</i> L. en el cultivar Solo de Hawaii	37
Figura 2. Micropropagación <i>in vitro</i> de <i>Carica papaya</i> L.	41
Figura 3. Diferentes formas de hojas presentes en la colección de <i>Carica papaya</i> L.	48
Figura 4. Distribución porcentual de los porcentajes en los tres tipos sexuales hembras, macho y hermafrodita en la colección de <i>Carica papaya</i> L.	54
Figura 5. Distribución de frecuencias de las variables cuantitativas según el tipo sexual	56
Figura 6. Análisis de componentes principales sobre los descriptores cuantitativos de accesiones hembra con algunas características del fruto. Representación de los descriptores en los planos formados por los componentes uno y dos	59
Figura 7. Análisis de componentes principales sobre los descriptores cuantitativos de accesiones hembra con algunas características del fruto. Representación de los descriptores en los planos formados por los componentes uno y tres	60
Figura 8. Ubicación de las accesiones con algunas características del fruto en los planos formados por los componentes uno y dos	61

Figura 9. Ubicación de las accesiones con algunas características del fruto en los planos formados por los componentes uno y tres	61
Figura 10. Representación de los descriptores cuantitativos de los tipos sexuales (hembra y hermafrodita) en el plano principal	67
Figura 11. Ubicación de las accesiones de los tipos sexuales (hembra y hermafrodita) en el plano principal	67
Figura 12. Diversidad pomológica de la colección de antillana y venezolana de <i>Carica papaya</i> L.	68
Figura 13. Arbol radial sobre los descriptores cuantitativos (neighbor joining, promedio euclidiano). Ubicación espacial de las accesiones	70
Figura 14. Arbol radial sobre los descriptores cualitativos (distancias de Sokal y Michener). Ubicación espacial de las accesiones	71
Figura 15. Fenotipos electroforéticos observados para cada isoenzima evaluada	72
Figura 16. Revelación de las isoenzimas sobre los geles de almidón	73
Figura 17. Dendograma de los principales países mejores representados en la colección (distancias euclidianas, UPGMA)	74
Figura 18. Resultado del análisis de clasificación (neighbor joining, distancia de Jaccard); A: dendograma clásico; B: árbol radial	76

LISTA DE ANEXOS

Anexo A. Lista de reactivos para la evaluación lectoforética de cada isoenzima evaluada	97
Anexo B. Tabla de soluciones para la electroforesis isoenzimática	98
Anexo C. Tabla de datos de accesiones hembras con parte de las características del fruto	99
Anexo D. Tabla de datos de las accesiones hembras con todas las características del fruto	101
Anexo E. Tabla de datos de accesiones hembras y machos	102
Anexo F. Tabla de datos de accesiones hembras y hermafroditas	104
Anexo G. Tabla de datos de para la construcción del árbol radial de las accesiones hembras con parte de las características del fruto	105
Anexo H. Tabla de datos de los descriptores cualitativos para la construcción del árbol radial de las accesiones hembras con parte de las características del fruto cualitativos	106
Anexo I. Tabla con los diferentes genotipos revelados por los cuatro sistemas isoenzimáticos de la colección de <i>Carica papaya</i> L.	108

Anexo J. Mapa de las Antillas	110
--------------------------------------	-----

Anexo K. Tabla de datos para la construcción del árbol radial del análisis de las cuatro isoenzimas que presentaron polimorfismo (presencia o ausencia de la banda)	111
----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----

RESUMEN

Con el objeto de conocer la variabilidad genética del germoplasma antillano y de Venezuela de *Carica papaya* L., en 46 accesiones del CIRAD-FLHOR se realizó un estudio por medio de marcadores fenotípicos e isoenzimáticos. Se determinó el tipo sexual para cada planta, encontrándose que las plantas hembras siempre están presentes en cada accesión y predomina con un 60% sobre los demás tipos sexuales. En el 97% de los casos a lo menos falta un tipo sexual. Por esta razón, el análisis fenotípico se subdividió en cuatro submuestras siempre aprovechando el máximo de descriptores y accesiones. Los descriptores cuantitativos y cualitativos fueron sometidos al análisis de varianza (Anova), para determinar la posible influencia de tipo sexual y al análisis de componentes principales (A.C.P) para estudiar las relaciones entre las variables. Siete de los 10 descriptores vegetativos cuantitativos están influenciados por el tipo sexual. El primer componente principal está relacionado con tamaño del fruto, el segundo componente con tamaño de la planta y el tercer componente con tamaño de la hoja. En la caracterización isoenzimática fueron evaluados diez sistemas isoenzimáticos, pero solamente los sistemas Alcohol deshidrogenasa (*Adh*), Peroxidasas (*Prx*), Fosfoglucomutasas (*Pgm*), Fosfoglucosa isomerasa (*Pgi*) y Superoxidato dismutasa (*Sod*) presentaron polimorfismo, además no se encontró influencia de tipo sexual en ninguno de los sistemas estudiados. Los descriptores fenotípicos e isoenzimáticos fueron sometidos al análisis de clasificación arbórea (neighbor joining), donde los descriptores fenotípicos cuantitativos y cualitativos mostraron una leve estructuración de origen geográfica por accesión en los países de Barbados y Venezuela. En los descriptores isoenzimáticos no se distingue estructuración geográfica por accesión, sin embargo agrupando las accesiones por su país de origen el dendrograma muestra claramente estructuración geográfica entre norte y sur. Así, las papayas de Guadeloupe, Martinica y Granada de un lado y las de Barbados, Trinidad y Venezuela del otro lado. En términos generales las accesiones de Guadeloupe, Venezuela y Barbados son las que presentan mayor variabilidad genética para ambos tipos de marcadores.

Palabras claves: *Carica papaya* L., caracterización, diversidad genética.

ABSTRACT

To explore the genetic variability of the Antillean and Venezuelan germplasm of *Carica papaya* L., 46 accessions the CIRAD-FLHOR were characterized with phenotypic and isozyme markers. In 60% of the accessions the female plants were found to be predominant in comparison with the other sexual types. In 97% of the cases at least one sexual type was missing. For this reason, the phenotypic analysis was subdivided in four sub-samples, to take advantage of a maximum of descriptors and accessions. Quantitative and qualitative phenotypic descriptors were submitted to variance analysis (Anova), to determine the possible influence of sexual type on phenotypic traits, and principal component analysis (PCA), to study relationships between variables. Seven of the 10 quantitative vegetative descriptors are influenced by sexual type. The first principal component of variation is related with fruit size, the second with plant size and the third with leaf size. In the isozyme characterization ten systems were used, but only the alcohol dehydrogenase (*Adh*), Peroxidase (*Prx*), Phosphoglucosmutase (*Pgm*), Phosphoglucosa isomerase (*Pgi*) and Superoxidato dismutase (*Sod*) systems presented polymorphism. Influence of sexual type in any of the studied isozyme system could not be determined. The phenotypic and isozyme descriptors were then subjected to cluster analysis (neighbor joining). The quantitative and qualitative phenotypic descriptors showed a loose according to geographic origin for accessions from Barbados and Venezuela. For isozyme descriptors, when the accessions were grouped by country of origin, a clear geographic North/South grouping appeared, with in the north the accessions from Guadeloupe, Martinique and Granada on one side and those from Barbados, Trinidad and Venezuela on the other side. In general terms, the accessions of Guadeloupe, Venezuela and Barbados are those that present the widest genetic variability for both marker types.

Key words: *Carica papaya* L., characterization, genetic diversity.

RÉSUMÉ

Afin d'étudier la variabilité génétique du germoplasme antillais et vénézuélien de *Carica papaya* L., 46 accessions ont été caractérisées avec des marqueurs phénotypiques et isoenzymatiques. Chez 60% des accessions, les plantes femelles ont été prédominantes en comparaison avec les autres types sexuels. Dans 97% des cas, au moins, un type sexuel manque. Pour cette raison, l'analyse phénotypique a été subdivisée en quatre sous-échantillons, pour mieux exploiter les descripteurs et accessions. Les descripteurs quantitatifs et qualitatifs ont été soumis à une analyse de la variance, pour déterminer la possible influence du type sexuel sur les caractéristiques phénotypiques, et à l'analyse en composantes principales pour étudier les relations entre variables. Sept des dix descripteurs végétatifs quantitatifs sont influencés par le type sexuel. La première composante de la variation se rapporte à la taille des fruits, la seconde à la taille de la plante et la troisième la taille de la feuille. Pour la caractérisation isoenzymatique dix systèmes ont été utilisés mais seulement la Déshydrogénase alcoolique de (*Adh*), Peroxydases (*Prx*), la Phosphoglucomutase (*Pgm*), l'Isomérase Phosphoglucose (*Pgi*) et la Dismutase Superoxydase (*Sod*) ont présenté un polymorphisme. Aucune influence du type sexuel a été trouvée. Les descripteurs phénotypiques et isoenzymatiques ont été soumis à l'analyse de classification automatique (neighbor joining). Les descripteurs quantitatifs et qualitatifs donnent lieu à un léger groupement des accessions de Barbade et du Venezuela. Pour les descripteurs isoenzymatiques, pour lesquels les accessions ont été groupées par pays d'origine, un groupement Nord/Sud apparaît, avec les accessions de Guadeloupe, Martinique et Grenade d'un côté et celle de Guadeloupe, Barbade, Trinidad et Venezuela de l'autre côté. En termes généraux, les accessions de Guadeloupe, Venezuela et Barbade présentent la plus large variabilité pour les deux types de marqueurs.

Mots clefs: *Carica papaya* L., caractérisation, diversité génétique.

INTRODUCCION

El género *Carica* incluye especies frutales, todas americanas, que crecen tanto en las tierras bajas como en las altas cordilleras. El origen de *Carica papaya* L. se pierde en la historia, pero los expertos dicen que se originó en Centroamérica en el territorio hoy comprendido entre México y Nicaragua (Badillo, 1993). La fruta de este árbol es llamada de muchas maneras, tales como *Kwar-Kwat* en lengua cuna; fruta bomba en Cuba; en la República Dominicana, Puerto Rico y Venezuela la llaman lechosa; en México, melón sapote o melón papaya; mamao, en el Brasil, y simplemente papaya en Colombia. Años más tarde, cuando Linneo hizo la clasificación botánica de las plantas, la nombró científicamente *Carica papaya*.

La papaya común *Carica papaya* L., es una planta de importancia en los trópicos y subtrópicos por ser uno de los pocos frutales de producción continua y por su valor nutritivo. El fruto fresco de la papaya es rico en provitamina A y ácido ascórbico (Beyers *et al.*, 1979). Además de consumirse como fruta fresca, en batidos, pastas y conservas, la planta produce un látex que contiene una enzima proteolítica llamada papainasa, con numerosas aplicaciones en la industria de la alimentación, cosmética y farmacopea (Geurts, 1981). Además de sus ventajas agroindustriales es la cuarta fruta tropical, con una producción mundial de 5'082.000 toneladas (FAO, 1999). En Sudamérica, Colombia es el tercer productor con 64.000 toneladas, después de Brasil, que es el mayor productor a nivel mundial. Estados Unidos es el mayor importador y México el mayor exportador.

Otras especies cultivadas tienen su origen en la región andina: el babaco (*C. x heilbornii* Badillo), el papayuelo (*C. goudotiana* Triana y Planchon), el chamburo (*C. pubescens* Solms-Laub), la col de monte (*C. monoica* Desf.), el higuillo (*C. microcarpa* Jacq.). Cada una tiene sus características particulares y deseables con un potencial para un desarrollo mayor.

La industria de la papaya común es limitada por problemas de calidad incluyendo sabor, bajo contenido de sólidos solubles (^ºBrix), y por gran número de enfermedades. Estas incluyen el virus de la mancha anular (*papaya ringspot potyvirus*, PRSV) ampliamente distribuido en las zonas productoras y la marchitez bacteriana (*Erwinia* sp) que es factor limitante del desarrollo económico de este cultivo en los países del arco Antillano y Venezuela.

Debido a que en la especie papaya no existen recursos tolerantes al virus de mancha anular, la mayoría de los trabajos de investigación se han enfocado en la

obtención de variedades tolerantes a este virus y con características agronómicas óptimas para la producción (Escudero *et al.*, 1984; Fitch, 1991; Manshardt *et al.*, 1995; Cheng *et al.*, 1996 y Gonsalves, 1998).

Para emprender un programa de mejoramiento genético, en búsqueda de materiales con buenas características pomológicas y tolerancia a la marchitez bacteriana se debe conocer la biología floral, el sistema reproductivo y en especial la variabilidad fenotípica y molecular de las especies, considerando que se poseen materiales de una misma especie.

Los estudios de variabilidad fenotípica e isoenzimática en papaya son pocos y hacen referencia a una zona en particular (Hawaii, México y Malasia); por tal razón, se propone caracterizar el germoplasma de *Carica papaya* L. del arco Antillano y Venezuela por medio de marcadores fenotípicos e isoenzimáticos para generar información propia donde no existe un estudio de diversidad.

1. OBJETIVOS

1.1 OBJETIVO GENERAL

Caracterizar el germoplasma antillano y venezolano de *Carica papaya* L. por medio de marcadores isoenzimáticos y fenotípicos.

1.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS

- ✿ Establecer las proporciones de los tres tipos sexuales: hembra, macho y hermafrodita en la colección.
- ✿ Determinar la influencia del tipo sexual en los descriptores fenotípicos e isoenzimáticos.
- ✿ Establecer los coeficientes de correlación entre los descriptores fenotípicos.
- ✿ Analizar la diversidad genética encontrada por los marcadores fenotípicos e isoenzimáticos.
- ✿ Determinar la estructuración de origen geográfica de la diversidad genética por ambos marcadores.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 DIVERSIDAD Y RECURSOS GENÉTICOS

2.1.1 Taxonomía del género *Carica*. La papaya pertenece a la clase Dicotiledónea, subclase Archichlamidacea, el orden Violales, suborden Caricineae, familia Caricaceae y al género *Carica*. Característicamente las plantas de esta familia poseen un tronco hueco y herbáceo de rápido crecimiento, con hojas terminales, alternas, palmeadas y lobuladas (Badillo, 1971). Las hojas adultas caen fácilmente dejando a lo largo del tallo una serie de cicatrices triangulares, que le brindan resistencia al tallo (Ochse y Soule, 1961).

De acuerdo con Badillo (1993), en la familia Caricáceas existen cinco géneros y 72 especies (57 en el género *Carica*; 10 en el género *Jacaratia*; 2 en el género *Cylocomorpha*; 2 en el género *Jarilla*; 1 en el género *Horovitzia*). Casi todos los géneros y especies son nativos de la América Tropical, excepto *Cylocomorpha* que es originario de África ecuatorial (Badillo, 1993). En Colombia se encuentran *C. papaya*, *C. pubescens*, *C. goudotiana*, *C. cauliflora* Jacq., y *C.x heilbornii*. La mayoría de especies son nativas de la zona neotropical, aunque sus límites a veces se extienden más allá; tal es el caso de *C. chilensis* (Planch) Solms-Laub., la cual se encuentra en Chile aproximadamente entre los 30° y 37° de latitud Sur (Badillo, 1971).

Según Badillo (1993), el género *Carica* se divide en dos subgéneros, *Carica* y *Vasconcella*. Actualmente, el mismo autor considera que las diferencias morfológicas, anatómicas, fisiológicas y la incompatibilidad entre estos subgéneros justificarían la clasificación en dos géneros distintos¹. Esta visión es corroborada por los resultados recién obtenidos por marcadores moleculares (Aradhya et al., 1999).

¹ ENTREVISTA CON: Dr. Freddy Leal (1998). Profesor de la facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela.

2.2 ESPECIES DE IMPORTANCIA ECONÓMICA

2.2.1 *Carica papaya* L. Esta planta fue descrita por primera vez por Oviedo entre 1515 y 1525 (región de Panamá) bajo el nombre indígena de "Olocoton". A través del tiempo ha tomado diferentes nombres dependiendo de la región: papaya, papaw, paw paw (Australia), mamao (Brasil), fruta bomba (Cuba), lechosa (Venezuela), melón zapote (México), olocotón (Nicaragua). Más que un árbol como tal, esta planta podría considerarse como una planta herbácea gigante, pues su tronco es casi herbáceo. Este puede alcanzar 8 metros de altura y tiene las marcas de las antiguas hojas. La especie es normalmente dioica, aunque a veces en cultivo es monoica o polígama (Badillo, 1993). Las hojas palmeadas, de 7-9 lóbulos emergen directamente de la parte más alta del tallo en una espiral casi horizontal, con peciolo de 60-90 cm de longitud (Lassoudière, 1968a). Las flores masculinas y femeninas se encuentran por separado en cada planta. Las flores femeninas se forman en racimos muy cortos de cinco o menos flores, todas pistiladas, de las cuales por lo común sólo una se desarrolla en fruto. El tipo femenino es determinado por un gen recesivo que no es afectado en su expresión sexual por las condiciones ambientales. Las flores tienen cáliz corto, de cinco dientes. Los cinco pétalos son de color blanco o crema, completamente libres (Samson, 1989). Las inflorescencias masculinas se caracterizan por pedúnculos largos y flores de color amarillo claro (León, 1987). Las inflorescencias hermafroditas tienen pedúnculos medianos, de 6 a 12 cm de largo, menos de 15 flores, la mayoría de ellas bisexuales de los tipos "elongata" y "pentandría". El tipo "elongata" se caracteriza por los pétalos soldados en longitud variables y muy retorcidos. El tipo "pentandría" se caracteriza por tener corola de cinco pétalos casi libres, pues sólo se unen en la base (Lassoudière, 1968a). La forma y tamaño del fruto dependen del tipo de flor de que se origina. La forma puede variar desde completamente esféricos hasta casi cilíndricos, y en peso desde 0,5 kg. hasta 2,5 kg. en algunas líneas procedentes de flores pistiladas. La pulpa es de color amarillo a anaranjado o a veces rojiza (Badillo, 1993).

2.2.2 *Carica pubescens* (Solms-Laub). Nombres comunes: tapaculos (Colombia), papayer de montagne (Francés), mountain papaw (Inglés), bonete (México), chamburo, chilhuacan (Ecuador), papayuela, papaya de la altura (Perú). Nativa de Colombia, Ecuador y Perú entre los 1.500 y 2.700 m.s.n.m, *C. pubescens* se ha extendido a las áreas subtropicales de Sri Lanka, India, Nueva Zelanda, y el Caribe (Geurts, 1981). Se caracteriza por el tronco grueso, más ancho en la base y frecuentemente ramificado, de 10 m de alto, cubierto por las cicatrices de las hojas. Las hojas son variables, con cinco a siete lóbulos recortados y poco profundos, pubescentes en el lado inferior. La inflorescencia estaminada en un racimo de flores verdosas, pubescentes por fuera, con tubo largo terminado en cinco pétalos. Las flores pistiladas crecen en racimos cortos de pocas flores; la corola es amarillo-verdoso y el pistilo ovoide termina en un estilo muy ramificado. En algunos casos en una inflorescencia estaminada se encuentran

flores pistiladas hacia el ápice. El fruto elipsoidal a ovoide, de color amarillo en la madurez, presenta cinco surcos o depresiones anchas, y mide de 5 a 15 cm de largo; la pulpa, delgada, acuosa y aromática, se come cocida o en dulces (Badillo, 1993).

2.2.3 *Carica x heilbornii* (Badillo). Nombres comunes: babaco, mountain papaya. Esta planta es encontrada en las altas pendientes de las montañas de Ecuador y Colombia, entre los 1800 y 2800 m.s.n.m. Se presume que es un híbrido natural entre *C. stipulata* y *C. pubescens* (Badillo, 1993). Es una planta estéril y solo se reproduce por vía asexual. El tallo es relativamente corto, herbáceo, raramente ramifica y puede alcanzar 2 metros de altura. Las hojas largas y palmeadas tienen un promedio de vida de 4 a 6 meses. Las flores todas femeninas crecen en las axilas de las hojas a lo largo del corto tronco. El fruto es partenocárpico y puede pesar 2 kg., tiene hasta 40 cm de longitud por 15 cm de ancho. Crece a lo largo del tallo en forma caulinar y se torna de color amarillo al madurar. Esta especie, es la segunda en importancia económica y cultivada en Italia y Estados Unidos en invernadero (Kempler y Kabaluk, 1996).

2.2.4 *Carica monoica* (Desf). Nombre común: col de monte, peladera, col de montaña. *C. monoica* se encuentra en la selva Amazónica entre Perú, Ecuador y Bolivia, donde las lluvias son de 3500 mm por año. Es una planta arbustiva o herbácea, de 1-3 m de altura, el tronco a veces grueso en su base (hasta 10 cm de diámetro) y no presenta ramificaciones. Las hojas son de color verde oscuro, trilobuladas, con un peciolo de 7 a 12 cm. Las flores masculinas son de cáliz pequeño, lóbulos mínimos y aplicados. Las flores femeninas son de cáliz muy pequeño, la corola tiene lóbulos con dimensiones de 3-4 cm por 6-7 cm y su ovario es de forma ovóide liso. El fruto es erguido, ovoide (7,5 cm por 5- 5,5 cm), liso y brillante (Badillo, 1993). Se usa por sus frutos como ornamental; también se refiere su uso como encurtido. *C. monoica* es resistente al cogollo arrellado *Bunchy top* (Torres, 1982).

2.2.5 *Carica cauliflora* (Jacq). Nombre común: tapaculo (Venezuela, Panamá, Costa Rica); papayo de montaña (Salvador); zonzapote (México). Se encuentra desde el sur de México hasta el norte de Sur América, incluyendo la isla Trinidad. Es una especie dioica. La planta es vigorosa, arbustiva o arbórea y a veces caducifolia. El tallo mide 6 m o más de altura, sin ramificaciones y con un diámetro de 10 cm en la base. Las ramas frecuentemente muy cortas, de nudos muy aproximados. Hojas grandes de 30-40 cm de diámetro o bien hasta 41 cm de largo por 54 cm de ancho, con 5 nervaduras y la forma palmitilobadas. Las flores masculinas miden 3 - 3,5 cm de largo. Las flores femeninas son grandes, de 2,5-5 cm, con pedicelo de 2-5 cm largo. Los frutos son de color amarillo, de forma

ovoide y de 2 a 7 cm de diámetro por 4 cm, con acanaladuras longitudinales. El fruto de *C. cauliflora* no es consumido, pero su interés se basa en su resistencia al virus de la mancha anular (Badillo, 1993).

2.2.6 *Carica goudotiana* (Triana y Planchon). Nombres comunes: papaya silvestre, tapaculo, papayuela, chupico, tapacho, papayote. *C. goudotiana* es originaria de las montañas altas de Colombia. Es una planta dioica. El papayuelo se da en climas fríos de 12 °C en promedio y alturas de 2800 m.s.n.m (Council, 1989). Generalmente es una planta de porte medio, puede alcanzar 8 metros de altura. Las hojas son muy variables, transverso-ancho-trianguulares, transverso-ancho-ovadas, circulares, transverso-ancho-elípticas o ancho-elípticas y profundamente tri o penta-lobadas. Los pedúnculos y pedicelos florales, son generalmente intensamente púrpura o rojizos. La fruta es de forma elipsoidal, de 10 cm de largo por 7 cm de ancho, con aristas longitudinales y pericarpio anaranjado. Se consume en dulces almibarados o en bebidas refrescantes (Badillo, 1993).

2.2.7 *Carica quercifolia* (Saint-Hilaire) Hieron. Nombres comunes: higuera del monte, sacha higuera, higuérón, mamón del monte (Argentina), jacatatiá (En guaraní), mamaosinho (Brasil), calasacha (Perú), gargatea y karalaua (Polinesia). *C. quercifolia* se distribuye en el sur del Perú, norte de Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay. Es una planta arbustiva o arbórea, de 3 a 15 m de alto, poco ramificada, con tronco de hasta 60 cm de diámetro, a veces cónico, con peridermis lisa, de exfoliaciones amarillentas. Las hojas son variables, caducas, glabras, de peciolo cortos, generalmente menores que la tercera parte de la longitud del limbo. Las flores masculinas, amarillo-verdosas, de 10 a 14 mm de longitud, las flores femeninas de 10 a 18 mm, los lóbulos del cáliz subpatentes, de 2 mm, a veces muy largos (hasta 7 mm). El fruto es ovoide, levemente apiculado, subpentágono, con ángulos obtusos, pequeño a mediano, de 2 a 8 cm de largo, a veces lato-ovoide. Es comestible (Badillo, 1993).

2.2.8 *Carica candicans* A. Gray. Nombres comunes: mito, jerju, odoque. Se conoce solo en el Perú donde se puede encontrar en todo su territorio. La planta es pequeña y arbustiva de 3 a 5 m de altura. El tronco puede medir hasta 30 cm de diámetro, se divide en pocas ramas arqueadas ascendentes. Puede florecer sin hojas. Las hojas están dispuestas hacia el ápice del tallo; son carnosas cuando frescas, firmes en seco, con nervaduras amarillentas translúcidas, ovadas, ancho-ovadas hasta casi circulares. Las flores masculinas son verdosas o castañas-verdosa por fuera, el pedicelo muy corto hasta 4 mm. El cáliz mide de 1 a 1,5 mm de longitud. Las flores femeninas son verdosas o crema-verdosas, con cáliz en forma tubular. El fruto es alargado, de 10 a 18 cm de largo por 3 a 4 cm de ancho, o casi esférico. (Badillo, 1993).

2.3 CULTIVARES IMPORTANTES DE PAPAYA COMÚN

Existen pocos cultivares estables y bien definidos de papaya mantenidos a través de una polinización controlada (Geurts, 1981).

El cultivar Solo de Hawaii es el más conocido. Proviene de 30 generaciones de cruzamientos y selección. Se introdujo de Barbados a Hawaii en 1910. Los frutos de plantas hermafroditas son piriformes, con un peso de 450 g. Este cultivar presenta muchas líneas, como 'Línea 5', 'Línea 10', 'Sunrise Solo', 'Kapoho'. Los rendimientos de este cultivar son de 40 a 60 t/ha/año (Samson, 1989).

- El cultivar Solo se ha utilizado como un progenitor para la obtención de otras variedades tales como 'Higgins' cultivar resultante del cruzamiento de 'Betty' por 'Solo'. Sus frutos son pequeños, entre 400 y 500 g, de pulpa firme (Marín y Gómez, 1986).
- 'Waimanalo' es un cultivar de alta calidad, obtenido en la Universidad de Hawaii a través del cruzamiento de 'Betty' y 'Solo línea 8'. Sus frutos son destinados principalmente al mercado local, la forma de sus frutos es redonda con cascara lisa y brillante; pesan entre 650 y 1100 g, la pulpa es de color amarilla y firme (Samson, 1989).
- 'Blue Solo', de la Florida, resulta del cruzamiento de Solo por 'Blue Stem' (Marín y Gómez, 1986).
- 'Cariflora' es un cultivar de la Florida, de tipo dioico. Las plantas hembras son altamente productivas, de porte bajo, con dos o tres frutos por axila, casi esféricos y de un peso entre 500 y 700 g. Su pulpa varía desde amarillo hasta salmón intenso y de buena calidad (Salazar, 1994).
- El cultivar Hortus Gold de Africa del Sur es un cultivar dioico, el fruto puede pesar entre 1.5 y 2 kg. y su pulpa es de color amarillo. El fruto es redondo a ovalado (Lassoudière, 1968b).
- El cultivar Maradol es conocido en Cuba por su alta producción y la calidad de sus frutos, que pesan de 1 a 3 kg. (Geurts, 1981).
- El cultivar Bettina de Australia da frutos oblongos, con un peso medio de 1 kg, una pulpa de color anaranjado, succulenta y dulce. El fruto es oblongo o esférico (Torres, 1982).
- El cultivar P.R. 7-65 de Puerto Rico, es recomendado para uso industrial. Sus plantas son muy productivas, con frutos grandes y de color anaranjado (Marín y Gómez, 1986).

- ☉ Los cultivares Tocaimera y Zapote, ambos de Colombia, son hermafroditos. 'Tocaimera' produce frutos grandes de 3 kg. en promedio y de pulpa amarilla. El cultivar Zapote produce frutos de tamaño medio y pulpa anaranjada (Sarmiento, 1989).
- ☉ El cultivar U.N. Cotové de Colombia es un material de gran precocidad para la fructificación (55 a 60 días) y floración (45 a 50 días), son árboles de porte bajo (2,15 m en promedio) y presentan un promedio de 68,55 frutos por árbol a los 8 meses de producción con un peso entre 1 y 2 kg por fruto. Además su fruto es dulce y de sabor exquisito (Reyes, 1999).
- ☉ El cultivar Honey Dew de la India produce de 30 a 40 frutos/planta/año. Sus frutos son dulces, pequeños y uniformes (Marín y Gómez, 1986).
- ☉ El cultivar Singapore de Malasia es considerado el más productivo de la región. Sus plantas son de porte alto. Produce frutos elongados de 0,9 a 1,3 kg. (Lassoudière, 1968b).
- ☉ El cultivar Pauna 1 derivado de un agrotipo criollo de Chanchamayo es plantado extensivamente en el Perú. Las plantas producen de 40 a 85 frutos por año, con un peso promedio de 1,7 a 3 kg. (Marín y Gómez, 1986).

2.4 DISPONIBILIDAD DE RECURSOS GENÉTICOS

Los países con mayor accesiones de los bancos de germoplasma están señalados en la tabla 1. Aunque Filipinas, Brasil y la India no son los países con mayor diversidad genética en papaya, poseen los mayores bancos de germoplasma de papaya a nivel mundial (Reyes, 1997b).

Tabla 1. Países con los mayores bancos de germoplasma de papaya en el mundo

PAIS	NUMERO DE ACCESIONES
Filipinas	326
Brasil	308
India	266
Nigeria	180
Perú	174
USA	150
Venezuela	104
Ecuador	56
Francia	47

2.5 BIOLOGIA FLORAL

2.5.1 Citogenética. Todas las especies de *Carica* estudiadas son diplóides con un número cromosómico de $2n=18$ (Chandler, 1958). El tamaño de su genoma es pequeño ($C=372$ millones de pares de bases) (Armuganathan y Earle, 1991). Papayas tetraplóides han sido producidas artificialmente (Lassoudière, 1968a).

2.5.2 Polimorfismo sexual. Los papayos pueden ser machos, hembras o hermafroditas (bisexuales).

La flor masculina se encuentra en ramilletes de pedúnculos largos; tiene diez estambres y ovario vestigial; el pistilo es rudimentario, raramente funcional; normalmente no produce frutos. La flor femenina tiene pedúnculo corto y es solitaria; el ovario es grande y el estilo tiene cinco estigmas; produce frutos redondeados. La flor hermafrodita es solitaria o en pequeños racimos de 1 a 6 flores con pedunculo corto; tiene órganos masculinos y femeninos; el ovario es cilíndrico y alargado; los cinco pétalos están unidos hasta la mitad. El carácter hermafrodita se encuentra en tres especies: *C. papaya*, *C. monoica* y *C. pubescens* (Torres, 1982).

Según Marín y Gómez (1986), existen muchas formas de flor hermafrodita; las más comunes son:

1. Flor con cinco estambres cortos, soldados con el ovario y los pétalos en su base; produce frutos globosos.
2. Flor con diez estambres, algunos soldados con el ovario; produce frutos deformes (carpeloidía).
3. Flor con cinco a diez estambres y pistilo alargado; produce frutos alargados.
4. Flor con diez estambres y sin estigmas; se comporta como macho y no produce frutos.

Estas variaciones están influidas por el ambiente, especialmente la temperatura.

2.5.3 Determinismo genético. El sexo de la papaya es determinado por factores mendelianos simples. Se usan los siguientes símbolos: M1, alelo dominante para macho; M2, alelo dominante para hermafrodita; m, alelo recesivo para hembra. La constitución genética de las tres formas es M1m, planta macho; M2m, planta hermafrodita; mm, planta hembra. Los genotipos M1 M1, M2 M2 y M1 M2 no son fértiles (Pospisil y Hrachora, 1984). Funguet *et al.* (1996) en un estudio de caracterización morfológica de poblaciones venezolanas de *Carica papaya* L.. encontraron que el tipo sexual tiene influencia sobre ciertos caracteres vegetativos. Nakasone y Storey (1955) afirman, que el tipo sexual tiene influencia en el carácter altura a la primera flor, en su estudio sobre la herencia de la altura del fruto en cultivares hawaianos de *Carica papaya* L..

La tabla 2 ilustra la relación de los sexos que resultan del cruce y autofecundación de las formas sexuales de la papaya (Storey, 1938).

Tabla 2. Relación de los sexos resultantes del cruzamiento y autofecundación de las formas sexuales de la papaya

Polinización	Hembra mm	Hermafrodita M2m	Macho M1m	Resultado Inviabile
1. Hembra x Macho	1	0	1	0
2. Hembra x Hermafrodita	1	1	0	0
3. Hermafrodita autofecundado	1	2	0	1
4. Hermafrodita x Hermafrodita	1	2	0	1
5. Hermafrodita x Macho	1	1	0	1
6. Macho autofecundado	1	0	2	1
7. Macho x Macho	1	0	2	1
8. Macho x Hermafrodita	1	1	1	1

2.5.4 Polinización. Los modos de polinización natural no son conocidos con certeza. Se piensa que la papaya es polinizada por el viento, ya que el polen es liviano y abundante o que pequeños insectos, como los trips, pueden ayudar y que las flores perfumadas abren de noche y podrían ser polinizadas por mariposas nocturnas (Purseglove, 1968). Lassoudière (1968 b) afirma que la polinización de la papaya es realizada por abejas.

2.5.5 Formación de la semilla. Las semillas de la papaya son de 3 a 4 mm de diámetro, rugosas y rodeadas de una esclerotesta. La forma y el color varían dependiendo de la especie. Los primeros estados de desarrollo del grano son muy irregulares. El desarrollo del saco embrionario es de tipo *Polygonum*. El tubo polínico es persistente. El desarrollo del endosperma es de tipo núcleos libres. En los primeros estados, los núcleos y el citoplasma están concentrados en la zona periférica del saco embrionario. La formación de los tabiques es centripeta, ellos comienzan a formarse solamente cuando los núcleos estén bien formados. Las células del endosperma se dividen de una manera periclinal y forman dos rangos de células regularmente dispuestas. El endosperma es muy persistente y sirve de reserva. El embrión se desarrolla muy lentamente y los cigotos jóvenes están orientados de una manera cualquiera en el saco embrionario. La primera división del cigoto es transversal (Lassoudière, 1968b).

Un fruto tiene hasta 700 semillas viables y una libra contiene más o menos 27.000 semillas. Sus semillas son ortodoxas, y mantienen su viabilidad aproximadamente por un año si son almacenadas secas y con 12°C de temperatura (Ellis, 1984).

2.5.6 Hibridación interespecífica. Varias de las más populares papayas de alta montaña son híbridos naturales, encontrados en el sur del Ecuador, donde presentan gran variabilidad (Council, 1989). Badillo (1971) reporta dos híbridos naturales, *C. x heilbornii* (*C. pubescens* x *C. stipulata* Badillo), con cuatro notomorfos (*pentagona*, *heilbornii*, *chrysopetala* y *fructifragrans*), y *C. monoica* x *C. pubescens*. Experimentalmente se han obtenido numerosos híbridos. Especialmente las introducciones a los jardines botánicos europeos permitieron el cruce artificial de varias de ellas con fines de conservación de especies y mejorar sus características ornamentales como el híbrido producido en Macdeburgo entre *C. papaya* x *C. gracilis* (Badillo, 1971).

En la tabla 3 se muestran los resultados de las hibridaciones entre algunas especies del género. Las especies del género *Carica* son afines entre ellas y en algunas son fáciles los cruzamientos, produciendo híbridos fértiles. *C. papaya* es la especie de menor afinidad, seguida de *C. goudotiana* (Manshardt, 1992). Los cruces entre *C. papaya* y las demás especies de *Carica* no dan descendencia, pero este obstáculo puede salvarse mediante técnicas *in vitro*, como rescate y cultivo de embriones híbridos (Badillo, 1971).

Tabla 3. Evaluación de híbridos intespecíficos entre el género *Carica* por técnicas convencionales de mejoramiento (Horovitz y Jiménez, 1967; Badillo, 1971)

Hibridación	Resultados
<i>C. parviflora</i> x <i>C. spp</i>	Totalmente negativos
<i>C. papaya</i> x <i>C. spp</i>	Desarrollado de fruto y esclerotesta, pero falta de embrión
<i>C. monoica</i> x <i>C. stipulata</i>	Desarrollo de fruto y esclerotesta, pero falta de endospermo
<i>C. monoica</i> x <i>C. pubescens</i>	Semillas completas
<i>C. stipulata</i> x <i>C. monoica</i>	Semillas completas
<i>C. cauliflora</i> x <i>C. pubescens</i>	Semillas viables
<i>C. cauliflora</i> x <i>C. monoica</i>	Semillas viables

2.6 REQUERIMIENTOS ECOLOGICOS

2.6.1 Clima. *C. papaya* L. se cultiva desde el nivel del mar hasta los 1.800 m.s.n.m, bajo temperaturas entre 20°C y 38°C, pero el rango óptimo es de 1600 m. Para dar una buena producción la papaya necesita lluvias entre 1000 y 1500 mm por año distribuidas regularmente (Geurts, 1981). Las plantas son sensibles a los vientos y no resisten vientos de más de 80 km. por hora.

2.6.2 Suelo. Lassoudière (1969c) afirma que para un excelente desarrollo de la planta de *C. papaya* L., se requiere suelos con excelente drenaje, profundidad efectiva mínima de 60 cm., pH de 6 - 6,5 y un contenido de materia orgánica de 4

a 5 %. Bernal y Correa (1990) recomiendan un suelo con pH ligeramente ácido (6 – 7), de origen volcánico, o los sedimentarios aluviales ricos en arena con alto contenido de humus.

2.7 PROPAGACION

2.7.1 Semillas. Las papayas se propagan normalmente por semilla (Purseglove, 1968). Si se quita la esclerotesta, ésta germina más rápido y uniformemente; las semillas se siembran en arena o directamente en bolsas de polietileno. La germinación ocurre en menos de tres semanas.

Se siembran dos o cinco semillas por bolsa, de acuerdo al tipo sexual de los progenitores; si es hermafrodita obtenida por autopolinización se siembran dos semillas. Si las semillas son de polinización abierta, se deben sembrar tres por sitio en el campo, para ralea y asegurar una planta productiva por sitio. Si en el cultivo no hay plantas hermafroditas se deja un macho por cada 12 hembras. Las plantas se llevan al sitio definitivo después de 2 o 3 semanas de germinadas. Para evitar enfermedades fungosas los plantulas no deben colocarse más profundos de lo que estaban antes del transplante. Las distancias de siembra generalmente recomendadas son: 3 x 3 m y 2 x 2,50 m (Torres, 1982).

2.7.2 Vegetativa. Las papayas pueden ser propagadas vegetativamente por estacas o injertos, pero esto no es económicamente viable para la producción comercial (Purseglove, 1968). Mata (1979) afirma que se puede propagar a través de estacas de 25 cm de largo y 2,5 cm de diámetro. La técnica de micropropagación *in vitro* también ha sido desarrollada en papaya común con excelentes resultados, pero a muy altos costos en la producción comercial de las plantas (Nakhon, 1992).

2.8 MANEJO DEL CULTIVO DE LA PAPAYA COMUN

2.8.1 Fertilización. Según Samson (1989), la materia orgánica debe ser la base de cualquier tratamiento fertilizante cuyas aplicaciones deben ser frecuentes, cada dos meses. El rápido crecimiento de la planta requiere regulares aplicaciones de fertilizantes nitrogenados (Anónimo, Internet: <http://www.crfq.org/pubs/ff/papaya>). Para los primeros años, la planta necesita fertilizante a base de nitrógeno, fósforo y potasio en una fuente de 15-15-15 que puede ser suministrada en tres aplicaciones,

seguido por una fuente 12-12-17-2 para el periodo de producción. La planta es susceptible a deficiencias de boro y su sintomatología son hojas de apariencia corchosa, además el desarrollo no es normal y se presentan exudaciones acuosas (Anónimo, Internet: <http://agrolink.moa.my/comoditi/papaya/papaya.html>).

2.8.2 Irrigación. Gracias a su denso sistema radicular la papaya resiste relativamente a la sequía (Samson, 1989). Cada árbol de papaya consume de 50 a 75 mm de agua cada 4 semanas (Malan, 1953).

2.8.3 Control de malezas. Para el control de malezas se puede utilizar el sistema mecánico o químico. En plantaciones adultas puede ser químico, usando como por ejemplo Glifosato (Torres y Ríos, 1967). Otros métodos de control se basan en la utilización de coberturas vegetales como *Pueraria* y *Centrosema* o coberturas con plástico negro de polietileno (Kasasian, 1971).

2.8.4 Poda. La poda sirve para rejuvenecer árboles muy altos y para recuperar plantas atacadas por algunos virus (Samson, 1989).

2.9 COSECHA

Las papayas están listas para cosecharlas cuando empiezan a amarillear en la parte apical o cuando el látex del fruto se vuelve de color blanco. Para evitar que se deshidrate rápidamente, se cosechan con un trozo de pedúnculo adherido. Los frutos se colocan en cajas de madera o cartón con el pedúnculo hacia abajo, sobre una cama de paja u otro material suave de fácil transporte (Anónimo, Internet: <http://www.crfq.org/pubs/ff/papaya>).

2.10 PRODUCCION

Los árboles pueden iniciar producción en menos de un año dependiendo de la variedad, contando a partir de la germinación de las semillas y pueden vivir 25 años o más. En el primer año de cosecha y dependiendo de la variedad se producen 35

kg./árbol/año; en los años siguientes 20 a 30 kg. Los rendimientos son de 25 a 43 t/ha dependiendo de la variedad (Torres, 1982).

2.11 PLAGAS Y ENFERMEDADES

2.11.1 Plagas. Guérout (1969) menciona 70 especies dañinas entre insectos y ácaros. Al menos la mitad pertenecen al orden Homoptera, los cuales son los principales vectores de enfermedades vírales.

2.11.1.1 Homópteros. El lorito verde (*Empoasca papayae*) chupa la savia principalmente en el envés de las hojas y es el vector de la bacteria *Bunchy top*. El pulgón verde *Myzus persicae* y el áfido amarillo *Aphis spiraecola* se presentan en gran número de hojas y cogollos tiernos. Las moscas blancas *Aleurocanthus* sp y *Aleurodicus variabilis* chupan la savia y provocan ataques del hongo fumagina. Además son transmisores de virus. Constituyen un problema en Colombia y Hawaii (Purseglove, 1968; Torres, 1982).

El piojo harinoso *Planococcus* sp está cubierto por filamentos cerosos, cortos y gruesos. Se alimenta de la savia de la planta y de los frutos. Las plantas infectadas presentan un aspecto algodonoso (Cituk *et al.*, 1996).

2.11.1.2 Dípteros. Las plagas de mayor importancia en Hawaii son la mosca del mediterráneo (*Ceratitis capitata*), la mosca oriental de las frutas (*Dacus dorsalis*), la mosca melón de la frutas (*Dacus cucurbitae*). Esta plaga deposita sus huevos en los frutos maduros e impone tratamientos de control para los frutos en postcosecha (Liquido *et al.*, 1989).

La Mosca de la papaya *Toxotrypana curvicauda* es problema en Colombia. Las larvas atacan la pulpa y la semilla de los frutos en formación, provocando madurez precoz. (Torres, 1982).

2.11.1.3 Coleópteros. Samson (1989) menciona a *Xyleborus* sp como la principal plaga que afecta el tallo en papaya; hace perforaciones causando una muerte rápida de la planta.

2.11.1.4 Himenópteros. La hormiga harriera *Atta* sp. ataca principalmente a nivel de la plántula en vivero en época de sequía. Hace galerías en la raíz, el tronco y los frutos, buscando la humedad, provocando la defoliación total de la planta (Cituk *et al.*, 1996).

2.11.1.5 Lepidópteros. Las larvas de las mariposas *Protambulyx strigillis*, *Lycorea ceres*, *Erinnys alope* y *Erinnys hello* se alimentan de hojas, causando una defoliación total de la planta y disminuyendo la producción (Medina, 1995).

2.11.1.6 Acaros. El ácaro *Hemitarsonemus latus* y diversas especies del género *Tetranychus* atacan las hojas causando amarillamiento, reduciendo la capacidad fotosintética de la planta y su productividad (Guérout, 1969). La arañita roja *Tetranychus urticae* es común en verano, ataca las hojas volviéndolas cloróticas o amarillas. La arañita roja plana *Brevipalpus phoenicis* ataca el fruto causando deformaciones dejando una apariencia de corcho en el área afectada (Torres, 1982). En Hawaii *Tenuipalpus bioculatus* causa serios daños (Guérout, 1969).

2.11.1.7 Nematodos. Medina (1995) menciona que los nematodos reconocidos como patogénicos en papaya pertenecen a los géneros *Meloidogyne* (*M. Incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* y *M. hapla*) y *Rotylenchulus* (*R. reniformis* y *R. parvus*). Los síntomas en la planta son la apariencia de estrés hídrico y deficiencias de nutrientes.

2.11.1.8 Otras plagas. Entre otros enemigos naturales del cultivo de la papaya, Loureiro *et al* (1971) reportan al sinfilido *Hanseniella* sp. en la raíces de la papaya interfiriendo el crecimiento de las plantas. Los pájaros son causa de daños en los frutos maduros de la papaya (Purseglove, 1968).

2.11.2 Enfermedades. Entre los organismos causales se mencionan tanto a virus como hongos y bacterias. Ciertas enfermedades afectan el follaje, los frutos y las raíces causando pérdidas en la producción de la papaya (Achicanoy, 1994).

2.11.2.1 Causadas por hongos. El hongo *Glomerella cingulata* (forma perfecta de *Colletotrichum gloeosporioides*) causa antracnosis, atacando principalmente al fruto en forma de manchas acuosas, hundidas, de color café negruzco dejando el fruto con una apariencia poco atractiva (Dickman y Alvarez, 1983). *Pythium*, *Rhizoctonia* y

Fusarium causa problemas en plantas en semillero y *Phytophthora* es particularmente un problema en el transplante (Samson, 1989).

2.11.2.2 Causadas por virus. Numerosos virus han sido registrados en el cultivo de papaya, pero solo la mitad de ellos producen síntomas (Frossard, 1969; Cook, 1972 y 1975). Estas enfermedades son limitantes en muchas regiones del mundo. El disturbio más frecuente es el producido por el virus de la mancha anular, el papaya ringspot virus (PRSV).

2.11.2.2.1 Virus de la mancha anular de la papaya (PRV). El virus de la mancha anular de la papaya (*Papaya ringspot potyvirus*, PRSV), ha sido reconocido por muchos años como uno de los problemas limitantes del cultivo, en todas las áreas productoras en el trópico (Adsuar, 1947; Capoor y Varma, 1958; Conover, 1962; Cook, 1972; Ishii y Holtzman, 1963; Jensen, 1949 a y b; López, 1972; Purciful *et al.*, 1984). El agente causal de la enfermedad ha recibido nombres variados como: virus del mosaico de la papaya, virus del Mosaico de la sandía, o virus de las manchas anulares deformantes (Purciful *et al.*, 1984). Los síntomas de la enfermedad son variados, dependiendo del estado de desarrollo de la planta y de la infección, del vigor y estado nutricional del cultivo y de la temperatura. Las plantas jóvenes muestran aclaramiento de venas en las hojas más nuevas, como resultado de la infección temprana con el PRSV, pero en pocas semanas las hojas muestran deformaciones, moteados y disminución del tamaño de los lóbulos. Uno de los síntomas más característicos de la enfermedad es la presencia de lesiones de apariencia aceitosa sobre tallos y pecíolos, que también se presentan en forma de anillos concéntricos sobre los frutos. Estos también pueden presentar deformaciones (Purciful *et al.*, 1984; Sánchez y Martínez, 1974 a y b, 1977).

El virus es transmitido mecánicamente y por numerosas especies de áfidos, entre ellas *Myzus persicae* (Sultz), *Aphis gossipii* (Glover), *A. Medicaginis* (Koch), *A. Aspiraecola* (Patch), y *Macrosiphum salinifolii* (Ashmead) en una forma no persistente, a un número limitado de especies de plantas.

Para su control se ha utilizado la técnica de protección cruzada (Yeh y Gonsalves, 1984; Tennant *et al.*, 1994).

2.11.2.2.2 Mosaico de la papaya (PaMV). Esta enfermedad es de gran importancia en la Florida, Hawaii y Venezuela. Los síntomas son aclaramiento de las nervaduras, enrollamiento hacia abajo de las hojas, arrugamiento, moteado y mosaico de la hoja. El crecimiento se retarda. Se transmite mecánicamente pero no por áfidos (Achicanoy L, 1994).

Otras enfermedades vírales de menor importancia ha sido reportadas en diferentes países como: enrollamiento de las hojas (Leaf curl tobacco leaf virus) en India y

Filipinas, marchitamiento y manchado del tomate (tomato spotted wilt) en Hawaii, mancha anular del tabaco (Tobacco ring spot) en el Valle de Río Grande en Texas, el arrugamiento amarillo (Yellow crinkle) en Australia (Achicanoy, 1994), y en Venezuela, necrosis apical de la papaya (Lastra, 1981).

2.11.2.3 Causadas por bacterias

2.11.2.3.1 Cogollo arrepollado *Bunchy top*. El Bunchy top se reportó en 1931 en Puerto Rico y aparentemente está restringido a las islas del Caribe, donde es un problema grave (Cook, 1975). Se manifiesta por una clorosis en las hojas, que se vuelven rígidas, con peciolo cortos y detención del crecimiento. En estado avanzado, las plantas se defolían, quedando solamente las del ápice. Al herir la planta hay poca, o no hay, exudación de látex (Torres, 1982). Davis *et al.*, (1996) demostraron que el agente causal de esta enfermedad es una bacteria y no un fitoplasma. Sus resultados se basan en un estudio de la colección de *Carica papaya* de América tropical infectadas con la enfermedad de Bunchy top. La reacción de la enzima polimerasa fue utilizada para detectar la presencia de genes rRNA del fitoplasma, pero no fueron encontrados en ninguna de las 95 plantas de la colección. La bacteria fue detectada en secciones de peciolo por medio de microscopia epifluorescente.

2.11.2.3.2 Marchitez o decline bacteriano. La marchitez bacteriana es una de las enfermedades más importantes de la papaya en las Antillas y Venezuela. Esta enfermedad fue descrita por primera vez en Venezuela en 1978 por Fusagri, en las Islas Virgenes (Webb, 1985) y en las Antillas Francesas (Frossard *et al.*, 1985; Prior *et al.*, 1985). Inicialmente, los síntomas se manifiestan como una mancha de aspecto aceitoso en el punto de unión del peciolo y el tallo, que luego se extiende a otros puntos; en las hojas se presentan manchas marrones y acuosas a lo largo de las nervaduras y finalmente se ocasiona la defoliación y muerte de la planta ³ (figura 1). La literatura se refiere a una bacteria del género *Erwinia*, pero no da por menores de sus características (Fusagri, 1978 y 1982; Muñoz, 1984). En cuanto a la diseminación de la enfermedad Cook (1975), destaca la transmisión de la bacteria por hormigas; Trujillo *et al.*, (1982) determinaron que la marchitez está también asociada al vector *Achotina fulica* (caracol africano); Guevara *et al.*, (1993) encontraron que la bacteria se puede transmitir por semilla.

³ **Entrevista con:** Dr. Luc de Lapeyre de Bellaire (1998). Fitopatólogo del Cirad-FIhor.



Figura 1. Sintomatología de la marchitez bacteriana en *Carica papaya* L. en el cultivar Solo de Hawaii (foto tomada en Vieux Habitants, Guadeloupe, Francia)

2.11.2.3.3 Mancha bacteriana. La bacteria *Pseudomonas carica-papayae* se manifiesta sobre el limbo de las hojas con manchas circulares verde oscuras en plantas en vivero o en plantas adultas. Pequeñas gotas de color castaño oscuro constituidas por exudado bacteriano pueden ser vistas sobre las manchas (Medina, 1995).

2.12 USOS Y COMPOSICION

2.12.1 Alimento para humanos. El fruto fresco y maduro es consumido en blandas tajadas; en dulce almibarado, en postre o como en jugo para acompañar al desayuno (Sarmiento, 1989). En las zonas tropicales es también consumido en ensalada (Nair, 1980).

2.12.2 Alimento para animales. Las hojas jóvenes son usadas como recurso alimenticio en estanques de peces en especial las tilapias (Brewbaker, 1987). La cascara, la pulpa y las semillas de la papaya se utilizan como complemento alimenticio en la cría de cerdos ².

2.12.3 Uso industrial. El fruto de la papaya puede ser procesado en preservativos de alimentos y en productos tales como encurtidos, jalea, dulcería y enlatados en almíbar (Bhutiani, 1963). Los frutos producen un látex blanco que conteniendo la enzima papainasa que se usa en textilería para suavizar la lana y la seda, en la industria de pieles y caucho, en la fabricación de chicles, en cervecería para mejorar las maltas y para ablandar carnes (Sarmiento, 1989).

2.12.4 Usos medicinales. Las flores tienen propiedades febrífugas, pectorales y vermífugas. Las hojas poseen un alcaloide, la carpaina, en un 0.4%, útil para tratar disentería y tuberculosis; además, relaja los músculos y baja la presión arterial. La papainasa se usa en medicina para insuficiencias gástricas, heridas, gangrenas (Smith *et al.*, 1992). El consumo frecuente de los frutos de la papaya con tres a cuatro semillas cada vez, ayuda a que los parásitos no se instalen en el intestino. Tomar la bebida del cocimiento raíces y de hojas jóvenes ayuda a prevenir las infecciones urinarias (Mejía y Rengifo, 1995).

2.12.5 Composición química del fruto. La composición química del fruto varía con el estado de madurez y las condiciones de cultivo. Los azúcares son los principales carbohidratos de la papaya. Son el principal recurso de calorías e imparten el sabor dulce a la fruta. Un análisis de los frutos de *C. pubescens*, mostró niveles bajos de azúcares y ácido ascórbico, en comparación con *C. papaya*, pero contienen altos contenidos de fibra y vitamina A (tabla 4).

² **Entrevista con:** Dra. Adriana Garavito Roza (2000). Zootecnista, Joven Investigadora de la disciplina ETIA del Centro Nacional de Investigación del Café – CENICAFE. Colombia.

Tabla 4. Composición química de *C. pubescens* y *C. papaya* (por 100 g de pulpa)

Constitución		Papaya de montaña <i>C. pubescens</i>			Papaya tropical <i>C. papaya</i>	
		A	B	C	D	E
Calorías	g	18	24	-----	46	-----
Agua	g	93,2	93,0	88,9	86,8	86,1
Proteínas	g	1,0	0,8	0,6	0,4	0,7
Lípidos	g	0,3	0,2	0,1	0,1	0,1
Carbohidratos	g	3,3	5,4	9,0	12,2	7,7
Fibra	g	1,4	1,2	0,9	0,6	-----
Ceniza	g	0,8	0,6	0,5	0,6	0,4
Calcio	mg	36,0	12,0	30,0	29,9	34,8
Fósforo	mg	28,0	14,0	13,6	11,6	10,1
Hierro	mg	1,3	0,5	0,3	0,2	0,2
Thiamina	mg	0,06	0,02	0,03	0,03	0,04
Riboflavina	mg	0,05	0,03	0,03	0,04	0,03a
Niacina	mg	0,50	1,0	0,39	0,33	0,77
Acido Ascorbico	mg	26,0	47,0	55,0	84,0	89,0
Vitamina A	mg	37,0	35,0	-----	10,9	2,57

A = Schmidt y Pennacchioti, 1973

B = Leung y Flores, 1961

C = Arriola *et al.*, 1976 y 1980

D = Wenkan y Miller, 1965

E = Beyers *et al.*, 1979

Citados por Lizana (1990)

2.13 MEJORAMIENTO GENETICO

El mejoramiento genético de la papaya ha sido efectuado durante muchos siglos por escogencia de semillas de las mejores plantas y frutos, además de la eliminación de plantas machos (IBPGR, 1986). En las ultimas décadas, se ha expandido la base genética del mejoramiento a otras especies del género *Carica*. Así, Jiménez y Horovitz (1958) señalaron que algunas especies silvestres poseen caracteres valiosos que seria útil incorporar al germoplasma de *C. papaya* por hibridación interespecífica. Principalmente, se puede mencionar la resistencia al virus causante del mosaico, que no se ha descubierto en *C. papaya*, pero si se encuentra en *C. cauliflora*, *C. pubescens* y *C. horovitziana* Badillo. Según Geurts (1981) los programas de mejoramiento intraespecífico e interespecífico fueron iniciados en Hawaii en 1915 (Storey, 1938), en Sur Africa en 1931 (Hofmeyr, 1933), en Colombia en 1963 (Torres y Ríos, 1967), en el Perú en 1964 (Caldaza, 1967), y en Côte d'Ivoire en 1967 (Anónimo, 1978).

Los objetivos de los programas de mejoramiento se basan en las necesidades de mercado de cada país (IBPGR, 1986; Reyes, 1997a; Escudero *et al.*, 1994; Escudero *et al.*, 1994; Magdalita *et al.*, 1996; Auxilia y Sathiamoorthy, 1996)

- * Alto rendimiento (más de 50 toneladas por hectárea).
- * Precocidad (cosecha a los 6 meses o menos de transplantadas).
- * Altura mediana de la planta.
- * Uniformidad de tamaño y forma del fruto.
- * Vigor y firmeza del fruto.
- * Cavidad seminal pequeña.
- * Contenido de pulpa (más del 50% del total del fruto).
- * Buen sabor (grados Brix superiores a 12).
- * Ausencia de carpeloidia y esterilidad.
- * Hermafroditismo.
- * Resistencia a enfermedades.
- * Contenido de papainasa.
- * Resistencia al virus de la mancha anular.

2.14 APLICACIONES BIOTECNOLOGICAS

Las publicaciones acerca de las aplicaciones biotecnológicas en el cultivo de papaya han sido pocas, sin embargo en los últimos años se han incrementado. Las tecnologías incluyen aislamientos celulares, regeneración de tejidos, protoplastos, embriones, óvulos, anteras y microsporas. Recientemente, se han desarrollado técnicas para la directa transferencia de genes, vía fusión de protoplastos o transformación de células por biolística o por el vector *Agrobacterium* sp (Drew, 1995).

2.14.1 Cultivo de tejidos

2.14.1.1 Micropropagación. Los protocolos que han sido desarrollados para la propagación de papaya *in vitro* pueden ser divididos en cinco sistemas. El primero se basa en el cultivo de callos seguido por organogénesis y embriogénesis (Arora y Sling, 1978; Chen *et al.*, 1987; De Bruijne *et al.*, 1974; Jordan *et al.*, 1983). Permite la rápida multiplicación, pero imparte la producción de genotipos no deseados (Larkin y Scowcroft, 1981). El segundo comprende la proliferación de yemas adventicias (Litz y Conover, 1977; Mondal *et al.*, 1990; Rajeevan y Pandey, 1986; Reuveni *et al.*,

1990). El tercero comprende micro-cortes de yemas axilares y explantes apicales que crecen sobre medios que contienen hormonas (Drew, 1992). Este método se ha utilizado para la propagación de genotipos de papaya 'Australia' y para la conservación del germoplasma. El cuarto se basa en cultivo de células en suspensión se han usado para conseguir embriogénesis somática y regeneración de plantas en diferentes especies e híbridos de *Carica* (Jordan *et al.*, 1986; Litz, 1986; Chen y Chen, 1992; Jordan y Velozo, 1996). El último sistema está relacionado con la totipotencia de células de la cubierta seminal. Estas células son cultivadas en medio nutritivo a base de agua de coco al 20%, la cual induce la formación de 100 a 200 embriones somáticos en 2 meses (Islam y Joarder, 1996).

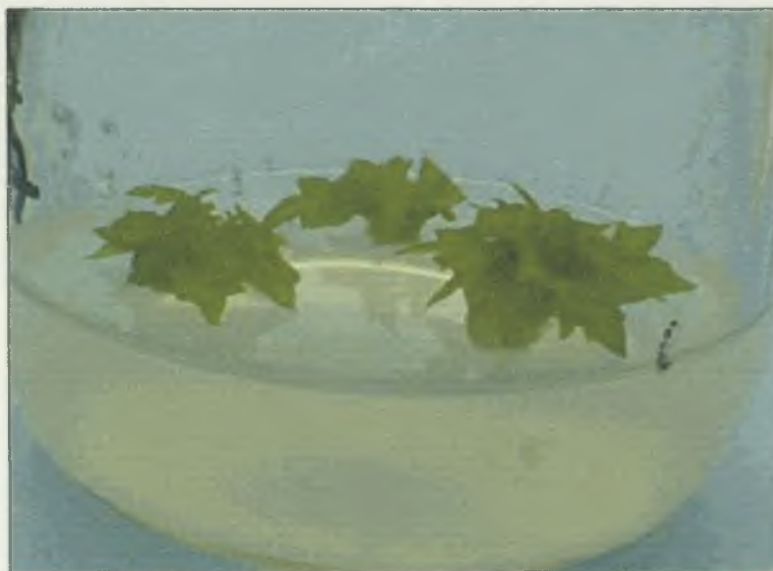


Figura 2. Micropropagación *in vitro* de *Carica papaya* L.

2.14.2 Variación somaclonal. La variación somaclonal ha sido utilizada en un gran número de frutales para la búsqueda de resistencia a enfermedades. Sharma y Skidmore (1988) reportan fenotipos de papaya resistentes a *Phytophthora palmivora* por medio de selección *in vitro*. Vega de Rojas y Kitto (1988; citados por Kempler y Kabaluk, 1996) desarrollaron un esquema para recuperar plantas de babaco a partir de explantes de callos ovulares que permiten la regeneración de variantes somaclonales con resistencia a enfermedades y unas mejores características del fruto.

2.14.3 Haplóides. Plantas haplóides de *C. papaya* y *C. stipulata*, han sido obtenidas *in vitro* a partir de microsporas por cultivo de anteras (Litz y Conover, 1978 y 1979), pero con baja tasa de regeneración. Tsay y Su (1985) obtuvieron un alta inducción de callos utilizando anteras en estado uninucleado de *C. papaya*.

2.14.4 Híbridos interespecíficos y cultivo de embriones y protoplastos. Las barreras precigóticas obligaron a desarrollar técnicas de cultivo *in vitro*, como el rescate y cultivo de embriones para la obtención de híbridos en papaya. La tabla 5 resume los resultados obtenidos de diferentes cruzamientos interespecíficos obtenidos por rescate y cultivo de embriones. Manshardt y Wenslaff (1989 a y b) observaron que la producción de híbridos entre *C. papaya* y las demás especies de *Carica* en cultivo *in vitro* se ve limitada por barreras postcigóticas como el crecimiento desordenado o el aborto del embrión híbrido, y el desarrollo anormal del endospermo. La diferencia más notoria entre los procedimientos seguidos en los diferentes trabajos realizados para obtener híbridos de *C. papaya* x *C. spp*, por medio de rescate de embriones, se encuentra en el período de tiempo que debe transcurrir entre la polinización de las flores y la recolección de frutos (Reyes, 1994). Según Jiménez y Horovitz (1958), la edad mínima de los embriones cultivados es de 3 meses y la mayoría abortan después de los 3 meses y medio, en cruces entre *C. papaya*, *C. pubescens* y *C. microcarpa*. Palacio y Salgar (1988) afirman que la edad óptima de recolección del fruto, para rescate de embriones inmaduros, está entre 30-50 días después de su polinización para el cruce entre *C. papaya* y *C. pubescens*.

Tabla 5. Resultados de hibridaciones interespecíficas mediante técnicas de rescate y cultivo de embriones

HIBRIDACIONES	RESULTADOS	OBSERVACIONES
1. <i>C. papaya</i> X <i>C. cauliflora</i>	Alta fertilidad	No más allá de la F1
2. <i>C. papaya</i> X <i>C. quercifolia</i> F1s	Alto vigor y alta resistencia a PRSV	Fertilidad no más allá de F1
<i>C. papaya</i> X <i>C. pubescens</i> F1s	Esterilidad media	
3. <i>C. papaya</i> X <i>C. cauliflora</i>	Esterilidad media	Incompatibilidad parcial de genomas
4. <i>C. papaya</i> X <i>C. cauliflora</i>	Estabilidad media y vigor medio	Aborto de embriones y desarrollo anormal del endospermo
5. <i>C. papaya</i> X <i>C. stipulata</i>	No hay formación de embriones	
6. <i>C. papaya</i> X <i>C. cauliflora</i>	No hay formación de embriones	
<i>C. papaya</i> X <i>C. parviflora</i>	No hay formación de embriones	
<i>C. papaya</i> X <i>C. goudotiana</i>	No hay formación de embriones	

1. Khuspe *et al.*, 1980
2. Manshardt *et al.*, 1995
3. Horovitz y Jiménez, 1967
4. Manshardt y Wenslaff, 1989 a y b
5. Litz y Conover, 1979 y 1980
6. Drew, 1992

La fusión de protoplastos ha sido investigada como una medida para vencer las barreras de incompatibilidad de *C. papaya* con los otros miembros de su género. Inicialmente se desarrollaron métodos de hibridación interespecífica somática de *C. papaya* con *C. stipulata* (Litz y Conover, 1979 y 1980) y *C. pubescens* (Jordan *et al.*, 1986), pero con una tasa de propagación.

2.14.2 Transformación genética. Los sistemas de transferencia de genes en papaya incluyen el uso del vector *Agrobacterium* sp y de sistemas directos como microinyección y biolística. Estos dos últimos han sido utilizados para la transferencia de genes que confieren resistencia a enfermedades. La transformación requiere que se puedan cultivar *in vitro* protoplastos, células y tejidos para poder regenerar plantas.

Pang y Sanford (1988) fueron los primeros en hacer transformación en papaya mediante el sistema de co-cultivación de discos de hojas, tallos y peciolo con el vector *A. tumefaciens*, pero no regeneraron plantas. Años más tarde se han obtenido papayas transgénicas con la expresión del gen *cp* que confiere resistencia al virus de la mancha anular (PRSV) y los genes *GUS* y *NTP II* mediante el bombardeo de microproyectiles (Fitch *et al.*, 1990 y 1992; Mahon *et al.*, 1996; Gonsalves *et al.*, 1998) o con el vector *A. tumefaciens* (Fitch *et al.*, 1991 y 1993; Cheng *et al.*, 1996). En estos reportes, los tejidos embriogénicos usados como explantes tuvieron una baja frecuencia de transformación, con promedio de 0,42% por microbombardeo y de 0,6% mediante *A. tumefaciens*. Yang *et al.*, (1996) utilizaron explantes de peciolo para la transformación con el gen *GUS* mediante *A. tumefaciens* con alta frecuencia de transformación, pero con una alta tasa de anomalías en la regeneración de las plantas. Sin embargo, Cheng *et al.*, (1996) han reportado frecuencias hasta del 15,9 % en papayas transformadas con el gen *cp* mediante *A. tumefaciens* utilizando tejidos embriogénicos en fase líquida con carborundum. El vector *A. rizogenesis* se ha utilizado para la transformación en papaya con resistencia a kanamicina (Ponce *et al.*, 1994) y para evaluar el tipo de explante a utilizar con mayor eficiencia en la transformación (Cônoli *et al.*, 1995).

3.14.3 Marcadores

3.14.3.1 Marcadores bioquímicos. Los marcadores isoenzimáticos han sido utilizados para estudiar la filogenia de muchas plantas cultivadas (Doebley, 1989 y Crawford, 1990), la identificación de cultivares (Aradhya *et al.*, 1995; Degani *et al.*, 1990; Wendel y Parks, 1983) en estudios genéticos de poblaciones (Hamrick y Godt, 1990), para la identificación de híbridos somáticos, en el determinismo del carácter sexual de muchas de las plantas cultivadas (Chien *et al.*, 1982; Evans *et al.*, 1980; Gates y Boulter, 1979; Tanksley y Jones, 1981; Wetter, 1977; Ollitrault *et al.*, 1992). También han sido una herramienta para caracterizar el tipo de variabilidad genética presente en poblaciones *in vitro* (Gates y Boulter 1979; Heinz y Mee, 1971; Orton, 1980). En papaya, la información ha sido limitada con respecto a las variaciones de las isoenzimas y su control. Jindal y Singh (1976) investigaron el total de proteína presente en bandas electroforéticas de plantas hembras y machos en varios estados de desarrollo de la planta. Tan y Weinheimer (1976) estudiaron bandas isoenzimáticas de frutos maduros y hojas de algunos cultivares de papaya. La mayoría de los estudios de marcadores isoenzimáticos

en papaya se han desarrollado para determinar la descendencia híbrida de cruzamientos interespecíficos entre *C. papaya* y otros miembros de su género. Moore y Litz (1984) confirmaron por medio de bandas isoenzimáticas (*GOT*, *PER*, *MDH* y *SOD*) que los embriones somáticos derivados de hibridaciones interespecíficas entre *C. papaya* x *C. cauliflora* son de origen cigótico; Manshardt y Wenslaff (1989 a y b) también confirmaron el posible origen cigótico de embriones derivados de hibridaciones interespecíficas entre *C. papaya* x *C. cauliflora*, *C. quercifolia*, *C. stipulata* por medio de las isoenzimas *IDH*, *MDH* y *PGM*. Chen *et al.* (1991) utilizaron las isoenzimas *MDH* y *Peroxidasas* como marcadores bioquímicos, para demostrar que la descendencia de *C. papaya* x *C. cauliflora* es de origen híbrido. Recientemente Morshidi (1998) estudio el control genético de las isoenzimas para nueve sistemas (*ACO*, *IDH*, *MDH*, *PGM*, *PGI*, *SKD*, *TPI*, *UPG* y *6-PGD*) en seis soluciones buffer de una colección del Centro y Sudamérica. Los resultados ponen en evidencia la herencia mendeliana en ocho sistemas isoenzimáticos de los nueve estudiados. Histidina-citrato fue la solución buffer de mejor resolución de las bandas obtenidas.

3.14.3.2 Marcadores del ADN. Los marcadores del ADN se han utilizado para el mapeo genético, taxonomía molecular, diagnóstico molecular, predicción del tipo sexual, estudios filogenéticos y naturaleza híbrida (Manshardt, 1992; Bassam *et al.*, 1994; Somsri *et al.*, 1998 y Aradhya *et al.*, 1999). La utilización de marcadores moleculares en papaya se ha desarrollado para la identificación y el análisis genético de especies de *Carica* mediante la técnica huella dactilar de ADN (Sharon *et al.*, 1992). Las relaciones genéticas entre *C. papaya* y los miembros de su género se han determinado por medio de ADN polimórfico amplificado al azar (RAPD). Stiles *et al.* (1993) determinaron por medio de marcadores RAPD que cultivares hawaianos de *C. papaya* tiene una estrecha variación ya que ellos se muestran agrupados en una sola rama en el análisis de dendograma. Jobin-Decor *et al.*, (1997) obtuvieron resultados similares cuando utilizaron marcadores RAPD e isoenzimáticos para determinar la similitud genética de *C. papaya* con los miembros de su género. Magdalita *et al.* (1998) aclararon la naturaleza híbrida del cruzamiento entre *C. papaya* y *C. cauliflora* por marcadores RAPD, además encontraron un alto grado de polimorfismo. Los marcadores RAPD también han sido utilizados para el determinismo del tipo sexual. Sondur *et al.* (1996) mapearon los locus que determinan el tipo sexual a 15 cM (centiMorgan) región flanqueada por marcadores RAPD. Somsri *et al.*, (1998) compararon la técnica de huella dactilar de AND amplificado (DAF) y RAPD para la predicción del tipo sexual, encontrando que los marcadores DAF revelan más bandas en cinco veces menos tiempo que los RAPD. Parasnis *et al.* (1999) encontraron el microsatélite (GATA)₄ que muestra las diferencias de especificidad sexual en diversos cultivares y especies silvestres de papaya. Un mapa genético basado en marcadores genéticos de caracteres cuantitativos (QTLs) fue construido para localizar y caracterizar genes que afectan parámetros de crecimiento (altura y diámetro del tallo) y tiempo de florecimiento (precocidad) sobre una población F2 derivada de cruzamientos entre 'Sunrise' y UH356. El análisis de crecimiento reveló que estos

QTLs están relacionados con vigor de la planta. La varianza fenotípica explicada por los QTLs tuvo un rango del 12% (Sondur *et al.*, 1995). Mediante la técnica de espaciador de regiones intergenicas de AND de cloroplastos (IGS) se estudio las relaciones filogenéticas entre las especies silvestres y cultivadas del género *Carica*. El análisis de clasificación arbórea (neighbor joining) muestra a la especie *C. papaya* L. muy distante de las demás especies de su género.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Material

En la granja de diversificación frutícola de Vieux Habitants del CIRAD-FHLOR en la isla de Guadeloupe (16° de latitud Norte y 61° 30' de longitud Oeste) se estableció la colección de 46 accesiones de *Carica papaya* (tabla 12). Se sembraron nueve plantas por accesión, dejando mínimo una planta macho por accesión. Las condiciones ambientales fueron las siguientes: Suelo de textura franca, pH 5.8, pluviosidad anual promedio de 1000 mm con probabilidad del 80%, humedad relativa promedio anual de 65%, temperatura anual promedio de 30 °C, altitud de 30 metros sobre el nivel del mar y riego por aspersión.

3.2 Uso de descriptores

Para caracterizar las accesiones primero se estableció el tipo sexual de cada planta y por cada accesión mínimo deben haber dos tipos sexuales diferentes (tabla 6).

La lista de descriptores del IPGRI (1988) presentados en la tabla 7 fue utilizada para la caracterización morfológica. Se tomaron cinco observaciones por dato cuantitativo y se sacó el promedio.

El carácter forma de la hoja fue agrupado en tres categorías debido a la complejidad de las formas inventariadas en los descriptores del IPGRI. Así, las formas 5, 7 y 10 con la 6 (figura 3 A), la forma 1 con la 3 (figura 3 B), y las formas 11 y 12 fueron agrupadas con la forma 4 (figura 3 C). Además, este agrupamiento evita la existencia de categorías mal representadas en la muestra. De igual manera las formas de la cavidad seminal fueron agrupadas en dos categorías. Las formas 1, 2 y 3 se clasificaron como 1 y las formas 4 y 5 como 2.

Tabla 6. Colección del germoplasma antillano y venezolano de *Carica papaya* del CIRAD-FLHOR en Guadeloupe, Francia (**H**: Hembra, **h**: Hermafrodita, **M**: Macho)

Código	Origen	Tipo sexual	Características particulares
1. ATG1	Antigua	Hh	
2. BBD11	Barbados	Hh	Buen sabor / hoja pequeña
3. BBD5	Barbados	HM	Buen sabor
4. BBD6	Barbados	HhM	Buen sabor
5. BBD7	Barbados	Hh	Buen sabor
6. CAPES	Hawái	Hh	Grados brix mayores de 12
7. CR1	Costa Rica	h	
8. CUBA	Cuba	HM	Porte bajo / fruto grande
9. DESHAIES	Guadeloupe	HM	Hoja grande / porte alto
10. G101	Guadeloupe	HM	Porte alto
11. G104	Guadeloupe	HM	
12. G1	Guadeloupe	H	
13. G2	Guadeloupe	Hh	Fruto grande/forma
14. G3	Guadeloupe	HM	Grados brix menores de 5
15. G59	Guadeloupe	H	
16. G62	Guadeloupe	H	Fruto grande
17. G64	Guadeloupe	M	
18. G66	Guadeloupe	M	
19. G67	Guadeloupe	H	
20. G68	Guadeloupe	H	
21. G69	Guadeloupe	H	
22. G72	Guadeloupe	HM	Fruto pequeño
23. G72xG72	Guadeloupe	HM	Grados brix menores de 5
24. G77	Guadeloupe	H	
25. G80	Guadeloupe	HM	
26. GND11	Granada	HM	Fruto pequeño
27. GND3	Granada	HM	
28. GND2	Granada	HM	Planta de color púrpura
29. GND5	Granada	Hh	Planta de color púrpura
30. HC188	Hawái	H	
31. MTQ1	Martinica	HM	Buen sabor/cavidad seminal grande
32. MTQ2	Martinica	HM	Buen sabor/cavidad seminal grande
33. SCR1	Sainte Croix	HM	Fruto pequeño / planta color púrpura
34. SOLO	Hawái	Hh	
35. SVC1	Saint Vincent	HM	
36. TND4	Trinidad	Hh	Hoja grande
37. TND8	Trinidad	Hh	
38. VL4	Venezuela	H	Fruto grande / planta color púrpura
39. VL5	Venezuela	HM	Grados brix mayores de 10
40. VL11	Venezuela	Hh	Planta color púrpura
41. VL12	Venezuela	HM	Tolerante a <i>Erwinia</i>
42. VL15	Venezuela	HM	Tolerante a <i>Erwinia</i> / hoja grande
43. VL17	Venezuela	H	Tolerante a <i>Erwinia</i>
44. VL18	Venezuela	HM	Hoja pequeña
45. VL19	Venezuela	Hh	Fruto grande/forma
46. VL20	Venezuela	HhM	Tolerante a <i>Erwinia</i> / fruto pequeño

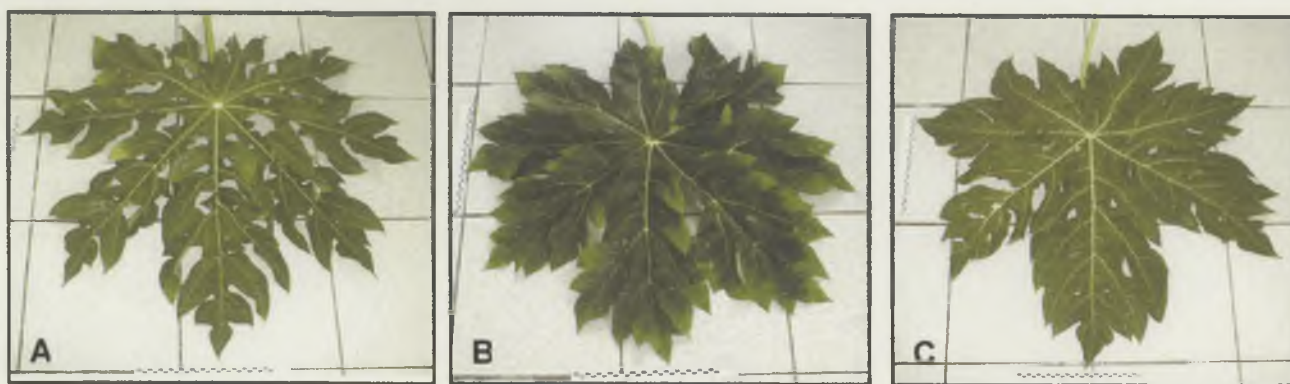


Figura 3. Diferentes formas de hoja presente en la colección. A, Forma de la hoja 6; B, Forma de la hoja 1; C, Forma de la hoja 4

El único tipo sexual presente en todas las accesiones son las plantas hembras, Esto nos obliga a hacer una agrupación de los datos en cuatro análisis: Datos de accesiones con parte de las características del fruto, datos de accesiones con todas las características del fruto, datos de accesiones de hembras con macho y datos de accesiones hembras y hermafroditas, siempre buscando el mayor número de accesiones y la conservación del máximo de variables.

Tabla 7. Lista de descriptores usados para la caracterización morfológica

Organos	Descriptores cuantitativas	Descriptores cualitativas
Tronco	Altura Número de nudos a primera flor Número de nudos a primer fruto Longitud entrenudos Diámetro	
Pecíolo	Longitud	Color
Hoja	Longitud Diámetro	Forma en la unión con el pecíolo Forma Apertura del seno foliar
Flor	Longitud de la inflorescencia Índice longitud por diámetro Número de flores por inflorescencia	Tipo de hermafroditismo Color
Pedúnculo	Longitud	Color
Fruto	Longitud Diámetro Tamaño de la cicatriz estigmal Peso Dureza de la pulpa	Forma Forma en la unión peduncular Textura de la cascara Depresión de la superficie Color en estado maduro
Semilla	Sólidos solubles (°Brix) Peso de semillas	Tipo de superficie de la semilla Cantidad de mucilago

3.2 Electroforesis enzimática

Se tomaron muestras de hojas jóvenes de plantas de nueve meses de edad. Por cada tipo sexual (hembra, macho y hermafrodita) presente en una accesión se colectó una muestra de hoja joven. El análisis isoenzimático fue llevado a cabo en el laboratorio de biotecnología de la estación experimental de Neufchâteau del CIRAD-FLHOR, con diez sistemas enzimáticos (tabla 8).

Tabla 8. Isoenzimas evaluadas sobre la colección de *Carica papaya* L.

Enzima	Ecuación numérica	Abreviación
Fosfoglucoisomerasa	EC 5.3.1.9	PGI
Fosfoglucomutasa	EC 2.7.5.1	PGM
Alcoholdehidrogenasa	EC 1.1.1.1	ADH
Superoxidatodismutasa	EC 1.15.1.1	SOD
Exterasas	EC 3.1.1.1	EX
Peroxidasas	EC 1.11.1.7	PX
Malato deshidrogenasa	EC 1.1.1.37	MDH
Shikimato deshidrogenasa	EC 1.1.1.25	SkDH
Leucin amino peptidasa	EC 3.4.11	LAP
Isocitrato deshidrogenasa	EC 1.1.1.42	IDH

3.2.1 Extracción de proteínas. En la tabla 9 se presenta la lista de reactivos para la evaluación electroforética de cada una de las enzimas evaluadas. Las proteínas solubles son extraídas por maceración del tejido vegetal, en morteros fríos, con una solución tampón de extracción compuesta de 25 ml de Tris HCL 0.2M pH 7.2, adicionándose 25 mg de cisteína (antioxidante) 150 µl de Triton x 100 diluido 10 veces. El volumen del tampón varía en función de la calidad del material (en una medida de 150 a 200µl). En el anexo A se presentan las composiciones de las soluciones buffer, colorantes, cofactores y sustratos.

3.2.2 Preparación del gel de almidón. Se mezclan 52 g de almidón en 25 ml de tampón Tris citrato pH 7 y 400 ml de agua destilada. A la mezcla se adiciona un agitador magnético y se lleva a una estufa a 300°C. Cuando la mezcla tiene apariencia de gel se retira de la estufa y se lleva a una bomba de vacío para ser vaciada en un molde de acrílico de 19 x 16 x 1 cm. Se deja enfriar y se recubre de un fino plástico para evitar que se deshaga y se coloca al refrigerador (4 °C).

3.2.3 Migración. Se hicieron unas hendiduras de 1cm x 0.5 cm a lo largo del gel. Se recubren esas hendiduras de azul de bromofenol saturado (colorante de migración). Se imbiben rectángulos de papel Watman, de misma dimensión que las hendiduras, en la solución que contiene el tejido macerado. Se introducen los rectángulos de papel en las hendiduras del gel con la ayuda de una pinza, limpiando en cada utilización. La migración se hace horizontalmente en un cuarto frío a 4°C. Se utiliza el mismo tampón para la migración y el baño de electrodos (Tris citrato pH 7). El gel es recubierto con un fino plástico, una placa de vidrio y un cubo de hielo. La migración se hace del cátodo (-) hacia el ánodo (+) pues las proteínas estudiadas tienen una carga negativa al pH de la experimentación. Ella es realizada a una intensidad constante (45 a 50 mA) y a un voltaje comprendido entre 130 y 170 Voltios.

3.2.4 Revelación. El gel de un centímetro de espesor puede ser cortado en finos trozos de 1.5 mm (5 trozos utilizables por gel). Los trozos son colocados por doce minutos a preincubar en el tampón de revelación. La revelación de las bandas se hace utilizando la actividad catalítica de la enzima sobre la oxidoreducción de un colorante. La solución de revelación está constituida de un tampón a pH óptimo de la enzima, del sustrato de la enzima, de un cofactor, de una coenzima y de un colorante. La revelación es directa para *ADH*, *IDH*, *SkDH*, *MDH*, *LAP*, *PX*, *EX* y *SOD* e indirecta para *PGI* y *PGM* (utilización de G6PDH). Después de haber botado el tampón de preincubación, se vierte en el cubo que contiene el gel la solución de revelación (cofactor y colorantes). Después se colocan los cubos a 37°C y a la oscuridad afín de activar la reacción. Después del tiempo de incubación, que es variable para cada sistema enzimático, se retira la solución de revelación y se deposita en ácido acético al 5% para conservar el gel.

3.2.5 Análisis de los zimogramas. La serie de bandas que aparecen en diferentes posiciones y diferentes intensidades representan los diferentes alelos. Los geles son fotografiados, anotados, codificados y analizados.

3.3 Análisis de datos. Las variables cuantitativas fueron sometidas al análisis de varianza para determinar la posible influencia del tipo sexual sobre estos descriptores (Excel, versión 97). En caso de confirmarse esta influencia los caracteres de los diferentes tipos sexuales fueron analizados como caracteres distintos de una misma accesión. Los datos cuantitativos fueron sometidos al análisis de componentes principales (A.C.P) con rotación de variables normalizada, conservando los datos con un valor propio mayor de uno (Statistica, versión 98).

El análisis de componentes principales permite estudiar las relaciones entre variables cuantitativas. Ello permite identificar las variables que en mayor

4. RESULTADOS

4.1 Caracterización del tipo sexual

La tabla 9 presenta los diferentes tipos sexuales para cada accesión. Los países con mayor número de accesiones y plantas por accesión son: Guadeloupe (9 y 52), Venezuela (8 y 55), Barbados (4 y 23) y Granada (4 y 17). BBD6, GND3, VL15 y VL20 son las únicas accesiones que presentan los tres tipos sexuales en toda la colección.

Tabla 9. Distribución de los tipos sexuales en la colección de *Carica papaya* L.

ACCESIONES	HEMBRA	MACHO	HERMAFRODITA	PLANTAS POR ACCESION
ANTIGUA				
ATG1	5		1	6
<i>Subtotal</i>	5		1	6
<i>Proporción</i>	83,33%		16,66%	100%
BARBADOS				
BBD11	3		5	8
BBD5	2	1		3
BBD6	3	1	5	9
BBD7	2		1	3
<i>Subtotal</i>	10	2	16	28
<i>Proporción</i>	35,71%	7,14%	57,14%	100%
HAWAII				
GAPES	1		5	6
<i>Subtotal</i>	1		5	6
<i>Proporción</i>	16,66%		83,33%	100%
COSTA RICA				
CR1			4	4
<i>Subtotal</i>			4	4
<i>Proporción</i>			100%	100%
CUBA				
CUBA	3		4	7
<i>Subtotal</i>	3		4	7
<i>Proporción</i>	42,85%		57,14%	100%
GUADELOUPE				
DESHAIES	2	1		3
G104	6	1		7
G101	5	2		7

G2	7		2	9
G3	7	1		8
G67			3	3
G69	2			2
G72	5	1		6
G72XG72	6	1		7
Subtotal	40	7	5	52
Proporción	76,92%	13,46%	11,90%	100%
GRANADA				
GND11	5	1		6
GND2	4		1	5
GND3	1	1	1	3
GND5	1		2	3
Subtotal	11	2	4	17
Proporción	66,70%	11,76%	23,52%	100%
MARTINICA				
MTQ1	7	2		9
MTQ2	8	1		9
Subtotal	15	3		18
Proporción	83,33%	16,66%		100%
SAINTE CROIX				
SCR1	2	1		3
Subtotal	2	1		3
Proporción	66,66%	33,33%		100%
SAINTE VINCENT				
SVC1		1	2	3
Subtotal		1	2	3
Proporción		33,33%	66,66%	100%
TRINIDAD				
TND4	2		2	4
TND8			2	2
Subtotal	2		4	6
Proporción	33,33%		66,66%	100%
VENEZUELA				
VL11	4		4	8
VL12	1	1		2
VL15	2	1	4	7
VL18	6	1		7
VL19	3		6	9
VL20	2	1	1	4
VL4	7		2	9
VL5	8	1		9
Subtotal	33	5	17	55
Proporción	60%	9,09%	30,90%	100%
TOTAL	122	21	62	205
Proporción total	59,51%	10,24%	30,24%	100%

Las proporciones de los tipos sexuales hembra y hermafrodita son las que aportan realmente la información de la distribución sexual en la colección, ya que en el establecimiento de las plantas de cada accesión se busco mínimo dejar una planta macho por accesión. El tipo sexual hembra esta presente en la mayoría de las

accesiones, con la excepción de TND8, G67 y CR1 que solo presentan el tipo sexual hermafrodita y SVC1 los tipos sexuales macho y hermafrodita. Las accesiones de Antigua, Hawaii, Costa Rica, Cuba y Trinidad no preservan el tipo sexual macho. Los porcentajes de distribución de los diferentes tipos sexuales se tienen en cuenta para los países con mayor representación de accesiones y de plantas (figura 4). Para los tipos sexuales hembra y macho las accesiones de Guadeloupe presentan los mayores porcentajes con 76,92% y 13,46%, pero muestra el menor porcentaje para el tipo sexual hermafrodita (figura 4A). Las accesiones de Barbados tiene el mayor porcentaje para el tipo sexual hermafrodita 57,14%, sin embargo su porcentaje para el tipo sexual macho es el menor 7,14% (figura 4C). En las accesiones de Venezuela se muestra una proporción de 2:1 entre los tipos hembra y hermafrodita (figura 4B). Los porcentajes totales de distribución del tipo sexual muestra a las hembras con 59,51%, a los machos con 10,24% y a las hermafroditas con 30,24% (figura 4E). Para la caracterización morfológica se tiene en cuenta a las accesiones que siempre presentan el tipo sexual hembra.

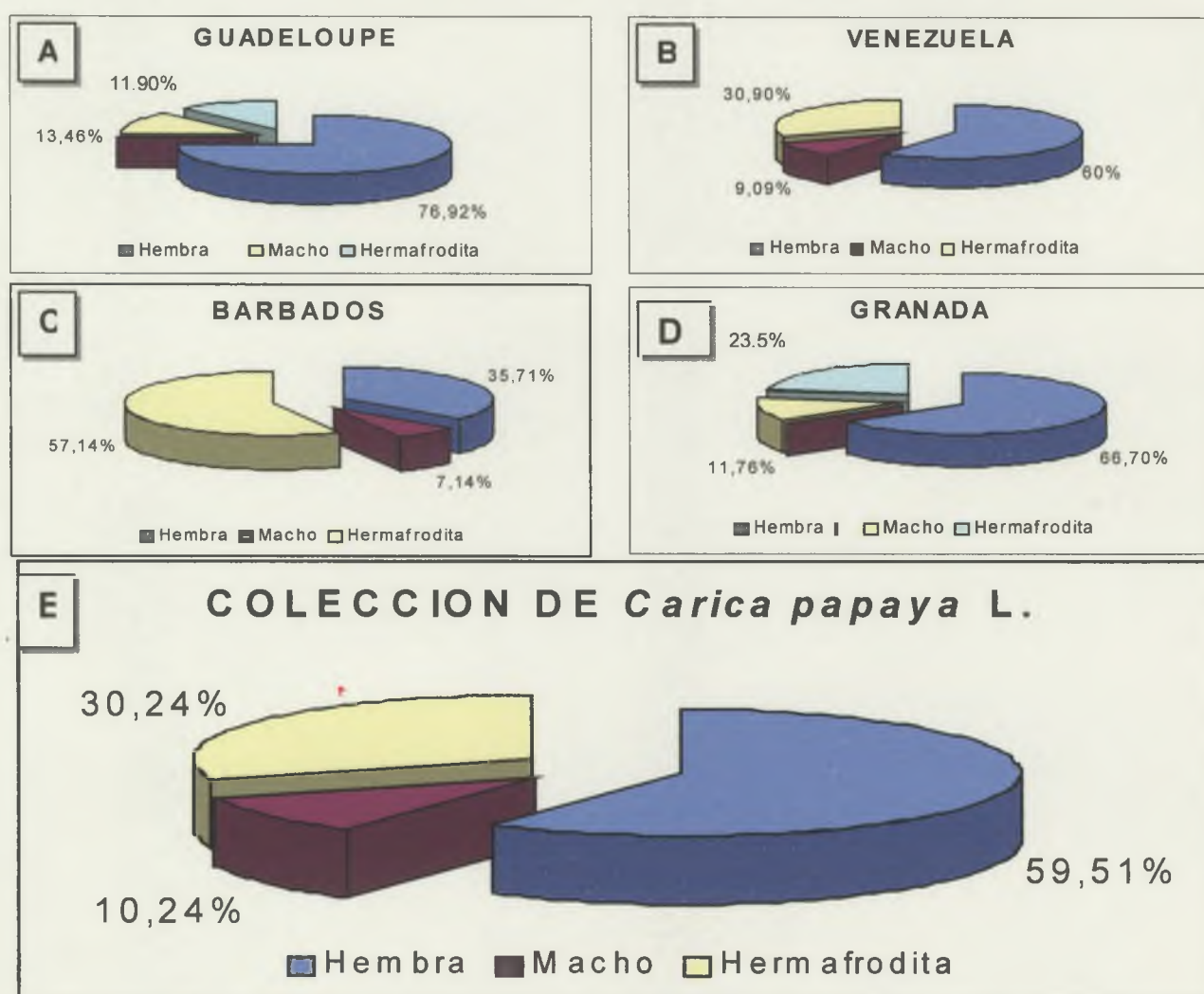


Figura 4. Distribución porcentual de los porcentajes en los tres tipos sexuales hembras, macho y hermafrodita en la colección de *Carica papaya* L. por origen geográfico. Guadeloupe (A), Venezuela (B), Barbados (C), Granada (D) y el total en la colección (E)

4.2 Caracterización morfológica

4.2.1 Descriptores cuantitativos. El conjunto de datos de los descriptores cuantitativos y cualitativos ordinales están presentados en los anexos C, D, E, F y G.

4.2.1.1 Análisis de varianza. La tabla 10 presenta los resultados del análisis de varianza sobre los descriptores cuantitativos. La figura 5 muestra la distribución de frecuencias de los descriptores que están influenciados por el tipo sexual. El tipo sexual tiene influencia significativa ($\alpha \leq 0,11$) sobre todos los descriptores con excepción de la longitud de entrenudos, altura de la planta y diámetro del tronco. En estos tres caracteres, se usó el valor promedio para caracterizar la accesión. Para los demás, el descriptor se convierte en dos descriptores, conservándose los valores de hembra y macho para caracterizar la accesión.

Tabla 10. Análisis de varianza sobre los descriptores cuantitativos de los tipos sexual hembra y macho

Descriptores	Tipo sexual	Promedio	Error estándar	Mínimo	Máximo	Varianza	Valor de probabilidad
Número de nudos a la primera flor	Hembra	31,5	1,730	11	58	56,339	0,0021
	Macho	39,6	2,290	21	59	108,618	
Longitud entre nudos	Hembra	2,2	0,188	0,7	5,3	1,153	0,6686
	Macho	2,7	0,273	1,1	5,8	1,618	
Longitud del pedúnculo floral	Hembra	4,8	0,410	2,7	10,6	7,035	0,0000
	Macho	73,5	5,710	22,8	124,1	711,132	
Índice longitud/diámetro de la flor	Hembra	2,2	0,153	0,6	4,6	1,051	0,0000
	Macho	7,7	0,435	2,4	11	4,226	
Altura del árbol	Hembra	2,4	0,109	1,0	3,6	0,420	0,4697
	Macho	2,5	0,155	1,0	4,04	0,522	
Diámetro del tronco	Hembra	14,2	0,485	8,7	19,3	7,328	0,2022
	Macho	13,6	0,873	5,9	23,6	16,895	
Altura a la primera flor	Hembra	36,2	7,297	1,0	98,6	1459,820	0,0316
	Macho	8,2	4,609	1,1	69,3	468,588	
Longitud del peciolo	Hembra	79,6	2,109	60,5	105,3	162,963	0,1133
	Macho	74,0	2,589	46,3	97,7	148,763	
Longitud de la hoja	Hembra	71,7	1,946	50	92,1	83,066	0,0023
	Macho	65,4	1,719	53,2	80,6	55,209	
Ancho de la hoja	Hembra	73,4	2,094	56	101,3	115,028	0,0298
	Macho	68,2	1,978	56,5	88	84,556	

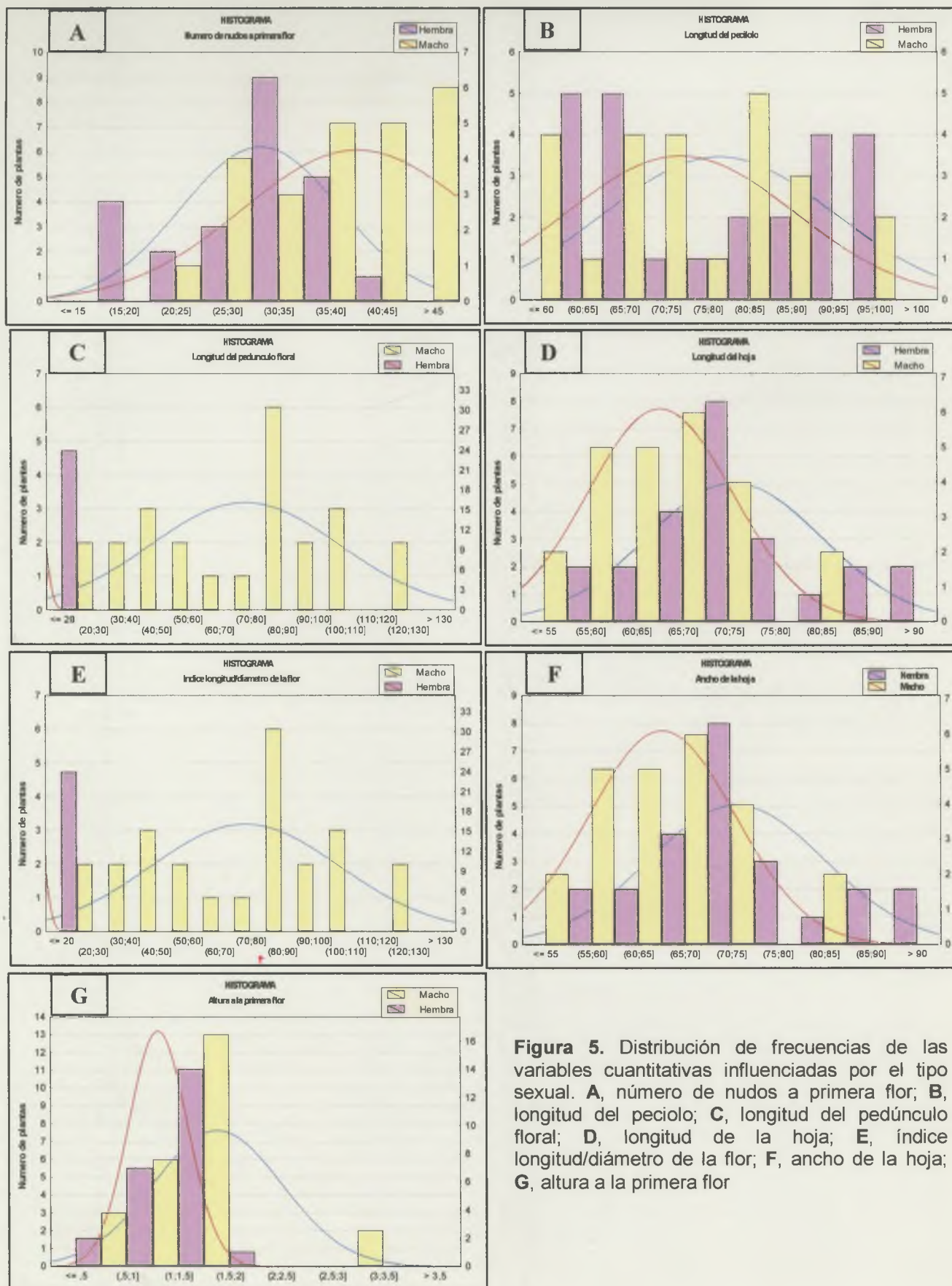


Figura 5. Distribución de frecuencias de las variables cuantitativas influenciadas por el tipo sexual. **A**, número de nudos a primera flor; **B**, longitud del peciolo; **C**, longitud del pedúnculo floral; **D**, longitud de la hoja; **E**, índice longitud/diámetro de la flor; **F**, ancho de la hoja; **G**, altura a la primera flor

4.2.1.2 Análisis de componentes principales

4.2.1.2.1 Datos de accesiones hembras con parte de las características del fruto.

La tabla 11 muestra los coeficientes de correlación de los descriptores cualitativos ordinales y cuantitativos. De allí se aprecia que los descriptores cualitativos puros (cp) y ordinales (co) muestran correlaciones poco significativas con los descriptores cuantitativos.

Tabla 11. Coeficientes de correlación de los descriptores cuantitativos y cualitativos ordinales

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1	1																								
2	-0,40	1																							
3	0,00	0,39	1																						
4	0,03	-0,32	-0,3	1																					
5	0,07	0,07	0,07	0,15	1																				
6	0,32	0,26	0,21	-0,24	0,16	1																			
7	0,33	0,19	0,1	-0,08	0,29	0,72	1																		
8	0,50	-0,01	-0,17	0,02	0,19	0,68	0,57	1																	
9	0,03	-0,07	0,06	-0,11	0,29	0,06	0,06	0,236	1																
10	-0,08	-0,14	0,27	-0,03	0,12	-0,22	-0,07	-0,05	0,44	1															
11	-0,19	-0,05	0,17	-0,17	0,30	-0,26	-0,11	-0,1	0,44	0,86	1														
12	-0,06	0,14	0,16	-0,11	-0,02	0,28	0,21	0,12	0,08	-0,17	-0,18	1													
13	-0,34	0,19	0,12	-0,29	0,22	-0,23	0,00	-0,36	-0,05	0,24	0,46	0,17	1												
14	-0,27	0,47	0,71	-0,31	-0,23	0,1	-0,05	-0,16	0,11	0,44	0,32	0,17	0,23	1											
15	0,54	-0,28	0,04	0,07	0,02	0,03	-0,16	0,08	0,00	-0,08	-0,23	0,08	-0,29	-0,14	1										
16	-0,27	0,18	0,00	-0,02	-0,19	-0,14	-0,02	-0,19	-0,21	-0,13	-0,01	0,12	0,20	-0,06	0,02	1									
17	0,02	0,13	0,35	0,06	0,24	-0,04	0,08	-0,19	-0,1	0,16	0,22	-0,34	0,14	0,11	-0,29	-0,07	1								
18	-0,03	-0,02	0,16	-0,25	0,10	0,10	0,13	0,02	-0,17	0,08	0,21	-0,22	0,41	0,18	-0,37	-0,28	0,43	1							
19	-0,40	0,06	0,33	-0,22	-0,31	-0,14	-0,10	-0,34	-0,14	0,41	0,39	0,27	0,44	0,49	-0,19	0,33	0,15	0,29	1						
20	-0,38	0,10	0,38	-0,24	-0,36	-0,15	-0,11	-0,38	-0,18	0,34	0,35	0,24	0,38	0,45	-0,23	0,32	0,21	0,33	0,92	1					
21	-0,23	0,14	0,33	-0,27	-0,16	0,06	0,12	-0,14	-0,01	0,35	0,35	0,34	0,46	0,49	-0,17	0,25	0,29	0,37	0,88	0,78	1				
22	0,03	-0,1	0,01	-0,10	-0,25	0,12	-0,12	-0,14	-0,25	-0,18	-0,21	-0,08	0,02	0,02	-0,02	-0,03	0,17	0,27	0,24	0,22	0,33	1			
23	-0,26	0,10	0,38	-0,23	-0,03	0,12	0,11	-0,12	0,09	0,32	0,37	0,10	0,21	0,40	-0,29	0,17	0,57	0,39	0,65	0,62	0,79	0,35	1		
24	0,34	-0,02	-0,4	0,18	0,08	0,15	0,27	0,54	0,022	-0,07	-0,09	-0,02	-0,12	-0,28	-0,06	-0,3	0,02	0,06	-0,47	-0,41	-0,32	-0,22	-0,22	1	
25	-0,23	0,05	0,22	0,30	-0,01	-0,19	-0,09	-0,18	0,17	0,48	0,23	-0,04	-0,00	0,28	0,03	0,04	0,02	-0,34	0,07	0,03	-0,11	-0,47	-0,11	-0,03	1

1. Número de nudos a primera flor
2. Longitud entrenudos
3. Longitud del pedúnculo floral
4. Índice longitud/diámetro de la flor
5. Color de la flor (cp)
6. Altura de la planta
7. Diámetro del tronco
8. Altura al primer fruto
9. Longitud del peciolo

10. Longitud de la hoja
11. Ancho de la hoja
12. Apertura del seno foliar (co)
13. Número de flores por inflorescencia
14. Longitud del pedúnculo del fruto
15. Forma del fruto en la unión peduncular (co)
16. Tamaño de la cicatriz estigmal
17. Textura de la cascara (cp)
18. Depresión superficial del fruto (cp)

19. Peso del fruto
20. Longitud del fruto
21. Diámetro del fruto
22. Forma de la cavidad seminal
23. Diámetro de la cavidad seminal
24. Dureza de la pulpa
25. Longitud de la flor

Sin embargo, el descriptor cualitativo textura de la cascara muestra una leve y sorprendente correlación con el descriptor diámetro de la cavidad seminal ($r= 0,57$), al igual que el descriptor dureza de la pulpa con altura al primer fruto ($r= 0,54$). Los coeficientes de correlación más altos corresponden a los descriptores relacionados al tamaño del fruto con coeficientes entre 0,78 y 0,92. La altura de la planta muestra correlaciones superiores a 0,68 con los descriptores diámetro del tronco y altura al primer fruto. Los descriptores que se relacionan con dimensión de la hoja se muestran bien correlacionados ($r= 0,86$).

En la tabla 12 se presentan los coeficientes de correlación de los diferentes descriptores con los siete primeros componentes principales, los cuales en su conjunto explican un 86 % de la variación total. Sólo los tres primeros y más importantes explican el 59% de ésta.

Tabla 12. Coeficientes de correlación de los descriptores cuantitativos con los componentes principales (rotación varimax normalizado)

Descriptores	Componentes principales						
	1	2	3	4	5	6	7
Número de nudos a primera flor	-0,302	0,441	-0,057	0,076	-0,790	0,115	-0,049
Longitud entrenudos	-0,025	0,227	-0,133	0,422	0,774	0,106	0,164
Longitud del pedúnculo floral	0,239	0,037	0,048	0,907	0,005	0,023	-0,025
Índice longitud/diámetro de la flor	-0,103	-0,049	-0,148	-0,354	-0,124	-0,760	-0,236
Altura de la planta	0,025	0,833	-0,096	0,221	0,060	0,216	-0,251
Diámetro del tronco	0,072	0,856	-0,069	0,057	-0,005	0,028	0,062
Altura al primer fruto	-0,182	0,851	0,161	-0,158	-0,125	0,026	-0,152
Longitud del peciolo	-0,124	0,107	0,882	0,017	0,068	0,104	-0,213
Longitud de la hoja	0,317	-0,073	0,741	0,235	-0,177	-0,350	0,257
Ancho de la hoja	0,313	-0,128	0,762	0,077	-0,053	-0,071	0,425
Número de flores por inflorescencia	0,301	-0,158	0,079	0,038	0,181	0,158	0,814
Longitud del pedúnculo del fruto	0,341	-0,001	0,198	0,749	0,257	-0,070	0,105
Peso del fruto	0,910	-0,195	0,019	0,186	0,044	-0,036	0,171
Longitud del fruto	0,855	-0,210	-0,045	0,219	0,037	-0,007	0,180
Diámetro del fruto	0,920	0,075	0,078	0,142	0,055	0,116	0,167
Diámetro de la cavidad seminal	0,836	0,109	0,198	0,098	0,107	0,118	-0,082
Dureza de la pulpa	-0,357	0,548	0,026	-0,397	-0,050	-0,228	0,297
Longitud de la flor	-0,101	-0,135	0,260	0,337	0,141	-0,777	0,052
Varianza explicada (%)	30,399	15,899	12,354	9,294	6,882	6,226	4,527
Valor propio (Eigenvalue)	5,471	2,861	2,223	1,672	1,238	1,120	0,814

En la figura 6 se presenta la agrupación de los descriptores en el plano principal, y en la figura 7, en el plano formado por los componentes uno y tres. El primer componente toma en cuenta el 30% de la variación total y está correlacionado esencialmente con descriptores relacionadas con el tamaño del fruto: el peso del fruto ($r= 0,91$), la longitud del fruto ($r= 0,86$), el diámetro del fruto ($r= 0,92$) y el diámetro de la cavidad seminal ($r= 0,84$).

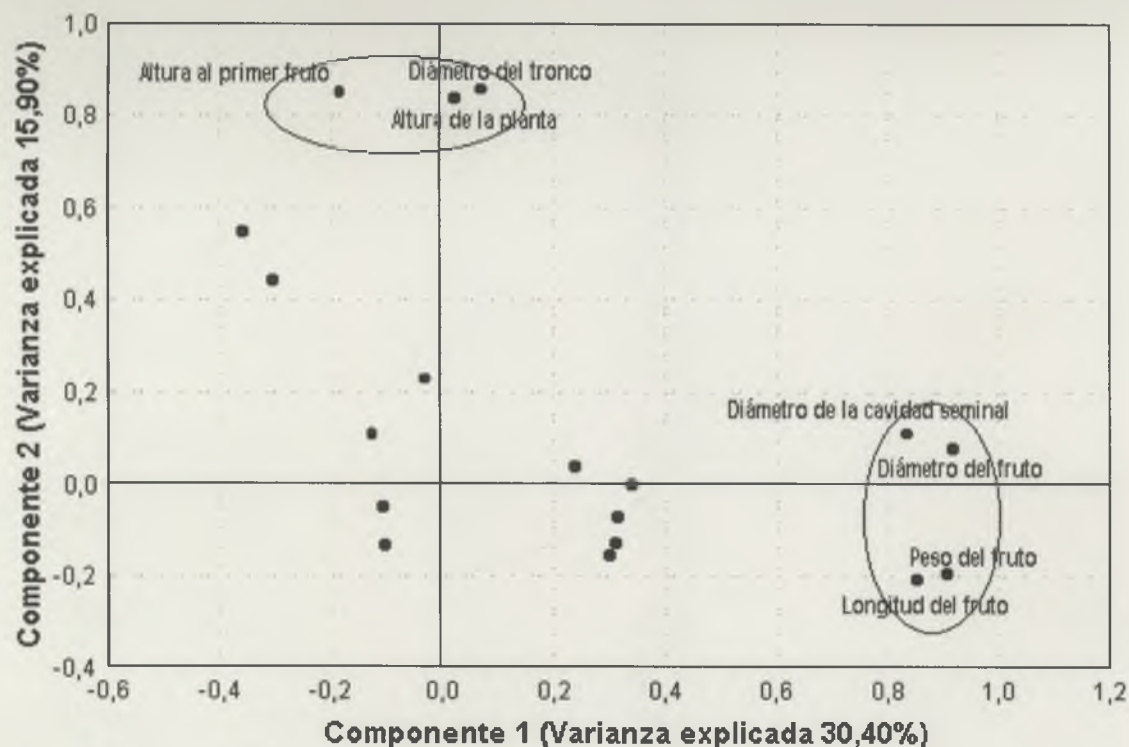


Figura 6. Análisis de componentes principales sobre los descriptores cuantitativos de accesiones hembra con algunas características del fruto. Representación de las descriptores en los planos formados por los componentes uno y dos

El segundo componente contribuye con un 16% de la varianza total y muestra una fuerte asociación con descriptores relativos al tamaño de la planta: altura de la planta, diámetro del tronco y altura al primer fruto, todas con correlaciones superiores a 0,83.

Los descriptores relativos al tamaño de la hoja, es decir longitud del peciolo ($r = 0,88$), longitud de la hoja ($r = 0,74$) y ancho de la hoja ($r = 0,76$) contribuyen fuertemente al tercer componente que representa el 12% de la varianza total.

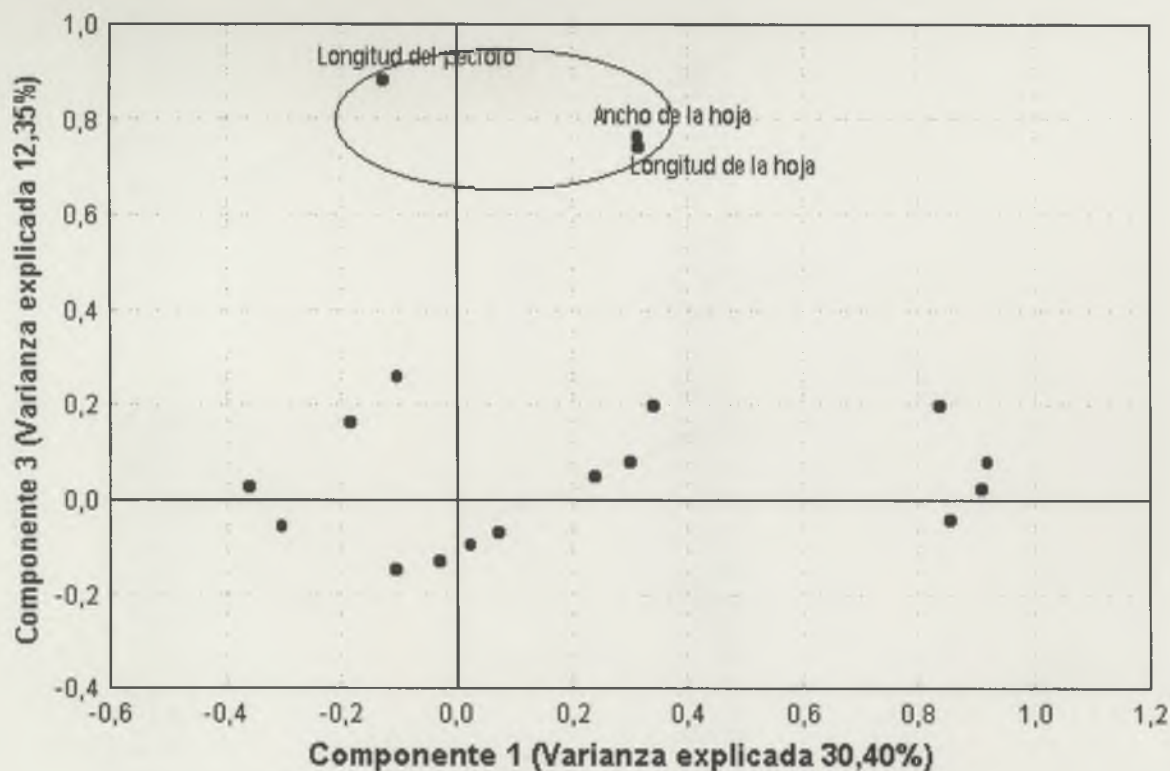


Figura 7. Análisis de componentes principales sobre los descriptores cuantitativos de accesiones hembra con algunas características del fruto. Representación de las descriptores en los planos formados por los componentes uno y tres

La figura 8 muestra la posición de las accesiones en el plano principal, y la figura 9 en el plano de los componentes uno y tres. Las accesiones VL19, VL4, G2 y MTQ1 son las que presentan los valores mas altos para el primer componente, debido a que producen los frutos de mayores tamaños, mientras VL20, G72 y SCR1 muestran los mínimos valores del tamaño de fruto.

Para el segundo componente las accesiones DESHAIES y G101 muestran los mayores valores, por la altura de la planta y el diámetro del tronco, al contrario de SCR1 y CUBA.

Como el tercer componente representa los descriptores de dimensión de la hoja y del peciolo, las accesiones TND4, DESHAIES y VL15 tienen los valores mas altos, mientras GND2, BBD11, GND5 y VL18 son los de menor dimensión.

4.2.1.2.2 Datos de accesiones hembras con todas las características del fruto. Para este análisis se adicionaron los descriptores peso de las semillas y sólidos solubles (°Brix). Estos descriptores parecen no estar muy correlacionados con los demás descriptores, sin embargo el peso de semillas muestra una leve correlación con el peso del fruto ($r= 0,64$). Los resultados del análisis de componentes principales muestran una relación entre los descriptores relacionados con tamaño del fruto en el primer componente, adicionándose allí el descriptor peso de las semillas. Entre los descriptores afines al tamaño de la planta en el segundo componente. Entre los relacionados con tamaño de la hoja en el tercer componente. Y en el quinto componente aparece el descriptor sólidos solubles (°Brix), donde la accesión CAPES y DESHAIES poseen los mayores valores para este descriptor (°Brix= 12,80 y 11,80), mientras las accesiones G3 y G72 poseen los menores valores (°Brix= 4,70 y 4,75). A pesar de reducir el tamaño de la muestra (de 29 a 23 accesiones) la introducción del contenido de sólidos solubles y de peso de las semillas en los datos, el cambio no afectó notablemente los resultados del análisis de componentes principales.

4.2.1.2.3 Datos de accesiones con hembras y machos. Al igual que análisis anteriores los descriptores relacionados con tamaño del fruto, tamaño de la hoja y tamaño del tronco presentan las mayores correlaciones (tabla 13). Así, longitud y ancho de la hoja para ambos tipos sexuales tienen valores de correlación de 0,86 y 0,89; los descriptores peso, longitud y diámetro del fruto tienen valores de correlación superiores a 0,86; altura y diámetro del tronco se correlacionan estrechamente ($r= 0,92$). En este análisis se observan correlaciones nuevas como la de la longitud del pedúnculo de la flor de la planta macho con el diámetro del fruto ($r= 0,74$) y longitud entrenudos (promedio entre hembra y macho) con longitud del pedúnculo del fruto ($r= 0,88$). Longitud del peciolo del tipo sexual macho se muestra levemente correlacionado con los descriptores altura de la planta (promedio entre hembra y macho, $r= 0,63$), diámetro del tronco (promedio entre hembra y macho; $r= 0,68$) y altura a la primera flor de la planta hembra ($r= 0,69$).

La tabla 14 muestra los coeficientes de correlación de los descriptores con siete componentes principales. Estos componentes en su conjunto explican el 90% de la variación total. Los dos primeros componentes contribuyen con el 30% y 21% de la variación total. Ellos están referidos a los descriptores relacionados con tamaño del fruto y tamaño de la planta. El tercer componente contribuye con un 14% de la varianza total y se muestra relacionado con los descriptores longitud de la flor en la planta del tipo sexual hembra y longitud y ancho de la hoja en este mismo tipo sexual.

Tabla 13. Coeficientes de correlaciones de los descriptores cuantitativos para los tipos sexuales hembras y machos

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1	1																										
2	0,30	1																									
3	-0,48	-0,21	1																								
4	0,26	0,07	0,16	1																							
5	-0,12	-0,35	0,73	0,11	1																						
6	0,20	-0,33	0,01	0,08	0,34	1																					
7	0,06	0,43	-0,27	0,19	-0,47	-0,68	1																				
8	-0,67	-0,09	0,23	-0,41	-0,01	-0,15	0,14	1																			
9	-0,40	-0,10	-0,24	-0,02	-0,37	-0,28	0,35	0,44	1																		
10	0,50	0,54	0,28	0,57	0,21	-0,07	0,19	-0,41	-0,39	1																	
11	0,45	0,58	0,20	0,67	0,09	-0,16	0,33	-0,27	-0,26	0,92	1																
12	0,18	0,62	0,37	0,46	0,07	-0,14	0,20	-0,25	-0,20	0,86	0,81	1															
13	0,68	0,47	-0,22	0,20	-0,08	0,08	0,30	-0,35	-0,27	0,58	0,47	0,31	1														
14	0,03	0,53	0,16	-0,24	-0,04	-0,08	0,10	0,35	-0,01	0,23	0,32	0,38	0,10	1													
15	0,14	0,54	0,27	0,45	0,07	-0,01	0,12	-0,16	-0,10	0,63	0,68	0,69	0,25	0,55	1												
16	-0,47	0,05	0,47	0,27	0,18	0,09	0,17	0,51	0,11	0,04	0,24	0,27	-0,17	0,29	0,28	1											
17	-0,16	0,12	0,21	0,78	-0,07	0,01	0,19	-0,06	0,22	0,28	0,46	0,39	-0,04	0,01	0,58	0,55	1										
18	-0,38	0,18	-0,32	0,36	0,02	0,07	0,10	0,31	0,07	0,03	0,27	0,27	-0,16	0,24	0,34	0,89	0,60	1									
19	0,06	0,05	0,17	0,79	0,00	0,01	0,28	-0,26	0,04	0,37	0,46	0,30	0,32	-0,20	0,46	0,40	0,86	0,43	1								
20	-0,26	-0,09	0,12	0,43	0,10	0,38	-0,32	0,05	0,04	-0,16	0,02	-0,02	-0,38	-0,17	0,05	0,53	0,55	0,70	0,33	1							
21	0,02	-0,19	0,00	0,70	-0,01	0,40	0,05	-0,06	0,10	0,01	0,19	-0,06	0,01	-0,15	0,25	0,43	0,70	0,49	0,68	0,61	1						
22	-0,45	-0,19	0,88	0,12	0,82	0,13	-0,28	0,21	-0,29	0,18	0,08	0,21	-0,24	0,08	0,26	0,49	0,22	0,32	0,19	0,24	0,07	1					
23	-0,25	-0,36	0,53	0,61	0,51	0,38	-0,30	-0,03	-0,15	0,17	0,15	0,15	-0,26	-0,41	0,07	0,43	0,53	0,39	0,45	0,64	0,53	0,62	1				
24	-0,30	-0,46	0,61	0,45	0,60	0,37	-0,41	0,03	-0,23	0,12	0,07	0,07	-0,30	-0,44	-0,02	0,33	0,33	0,29	0,28	0,49	0,35	0,65	0,96	1			
25	-0,01	-0,14	0,55	0,74	0,51	0,30	-0,23	-0,23	-0,31	0,45	0,42	0,38	-0,11	-0,23	0,31	0,32	0,54	0,34	0,46	0,52	0,51	0,59	0,92	0,86	1		
26	0,11	-0,01	0,53	0,55	0,54	0,02	-0,06	-0,23	-0,38	0,51	0,47	0,34	0,11	-0,16	0,22	0,11	0,20	0,18	0,24	0,14	0,18	0,50	0,62	0,69	0,79	1	
27	0,18	0,55	-0,27	-0,18	-0,59	-0,53	0,56	0,13	0,06	0,15	0,25	0,26	0,23	0,38	0,02	0,07	-0,20	0,18	-0,20	-0,26	-0,32	-0,44	-0,52	-0,51	-0,38	-0,13	1

1. Número de nudos a primera flor (Hembra)
2. Número de nudos a primera flor (Macho)
3. Longitud entrenudos (promedio H y M)
4. Longitud del pedúnculo de la flor (Macho)
5. Longitud del pedúnculo de la flor (Hembra)
6. Índice longitud/diámetro flor (Macho)
7. Índice longitud/diámetro flor (Hembra)
8. Longitud de flor (Hembra)
9. Longitud de flor (Macho)
10. Altura de la planta (promedio H y M)
11. Diámetro del tronco (promedio H y M)
12. Altura a la primera flor (Hembra)
13. Altura a la primera flor (Macho)
14. Longitud del peciolo (Hembra)

15. Longitud del peciolo (Macho)
16. Longitud de la hoja (Hembra)
17. Longitud de la hoja (Macho)
18. Ancho de la hoja (Hembra)
19. Ancho de la hoja (Macho)
20. Número de flores por inflorescencia (Hembra)
21. Número de flores por inflorescencia (Macho)
22. Longitud del pedúnculo del fruto
23. Peso del fruto
24. Longitud del fruto
25. Diámetro del fruto
26. Diámetro de la cavidad seminal
27. Dureza de la pulpa

Tabla 14. Coeficientes de correlación de los descriptores cuantitativos con los componentes principales (rotación varimax normalizado)

Descriptores	Componentes principales						
	1	2	3	4	5	6	7
Número de nudos a primera flor (Hembra)	-0,241	0,258	-0,541	0,020	-0,180	0,170	0,657
Número de nudos a primera flor (Macho)	-0,314	0,764	0,071	-0,076	0,192	0,229	0,173
Longitud entrenudos (promedio H y M)	0,842	0,217	0,311	-0,022	0,000	-0,187	-0,166
Longitud del pedúnculo de la flor (Macho)	0,268	0,273	-0,229	0,852	0,095	0,130	0,121
Longitud del pedúnculo de la flor (Hembra)	0,840	-0,016	0,058	-0,101	-0,310	-0,251	0,099
Índice longitud/diámetro flor (Macho)	0,108	-0,168	0,018	0,188	-0,882	-0,011	0,201
Índice longitud/diámetro flor (Hembra)	-0,294	0,134	0,164	0,191	0,823	0,020	0,254
Longitud de flor (Hembra)	0,008	-0,208	0,800	-0,193	0,187	-0,115	-0,220
Longitud de flor (Macho)	-0,410	-0,217	0,207	0,232	0,384	-0,293	-0,404
Altura de la planta (promedio H y M)	0,329	0,751	-0,262	0,162	0,136	0,059	0,395
Diámetro del tronco (promedio H y M)	0,197	0,763	-0,078	0,326	0,195	0,150	0,333
Altura a la primera flor (Hembra)	0,234	0,872	-0,040	0,136	0,150	0,103	0,041
Altura a la primera flor (Macho)	-0,139	0,284	-0,143	0,067	0,074	-0,073	0,870
Longitud del peciolo (Hembra)	-0,203	0,668	0,504	-0,300	-0,113	-0,160	0,042
Longitud del peciolo (Macho)	0,058	0,844	0,080	0,321	-0,074	-0,249	0,013
Longitud de la hoja (Hembra)	0,235	0,153	0,823	0,403	0,003	0,120	-0,068
Longitud de la hoja (Macho)	0,076	0,321	0,141	0,883	0,061	-0,088	-0,204
Ancho de la hoja (Hembra)	0,106	0,226	0,693	0,481	-0,061	0,356	-0,143
Ancho de la hoja (Macho)	0,123	0,169	0,020	0,870	0,146	-0,171	0,195
Número de flores por inflorescencia (Hembra)	0,109	-0,064	0,260	0,589	-0,419	0,418	-0,364
Número de flores por inflorescencia (Macho)	0,001	-0,108	0,167	0,879	-0,231	0,019	0,100
Longitud del pedúnculo del fruto	0,842	0,114	0,329	0,028	-0,129	-0,211	-0,134
Peso del fruto	0,707	-0,127	0,014	0,572	-0,191	0,187	-0,179
Longitud del fruto	0,818	-0,204	-0,006	0,364	-0,182	0,185	-0,167
Diámetro del fruto	0,727	0,166	-0,130	0,537	-0,162	0,235	-0,074
Diámetro de la cavidad seminal	0,778	0,165	-0,171	0,196	0,116	0,290	0,169
Dureza de la pulpa	-0,400	0,302	0,227	-0,283	0,485	0,512	0,170
Varianza explicada (%)	29,572	20,762	13,785	11,334	6,394	4,380	3,512
Valor propio (Eigenvalue)	7,984	5,605	3,722	3,060	1,726	1,182	0,943

4.2.1.2.4 Datos de accesiones hembras y hermafroditas. Los coeficientes de correlación de los descriptores relacionados con el fruto son presentados en la tabla 15. Allí el descriptor peso del fruto para los tipos sexuales hembra y hermafrodita muestran los mayores valores de correlación frente a los demás descriptores, tales como: longitud del pedúnculo del fruto (hembra y hermafrodita), longitud del fruto (hembra y hermafrodita), diámetro del fruto (hembra), diámetro de la cavidad seminal (hembra y hermafrodita), dureza de la pulpa (hembra) y peso de las semillas (hembra). Todos estos descriptores presentaron valores de correlación entre 0,71 y 0,91. La longitud del fruto del tipo sexual hembra es otro descriptor que también muestra coeficientes correlaciones por

encima de $r = 0,71$ con algunos descriptores como peso del fruto (hembra y hermafrodita), longitud del fruto (hermafrodita), peso de las semillas (hembra) y diámetro de la cavidad seminal (hermafrodita). En la tabla se observan correlaciones poco usuales como diámetro de la cavidad seminal del tipo sexual hembra con la longitud del pedúnculo del fruto (hermafrodita, $r = 0,75$) y altura al primer fruto (hembra, $r = 0,67$). Se observan diferencias de tipo sexual en los descriptores altura al primer fruto ($r = -0,22$), diámetro del fruto ($r = -0,28$). Los sólidos solubles ($^{\circ}\text{Brix}$) están moderadamente correlacionados para ambos tipos sexuales ($r = 0,65$).

Tabla 15. Coeficientes de correlación para los descriptores cuantitativos relacionados con el fruto en los tipos sexuales hembra y hermafrodita

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	1																	
2	-0,22	1																
3	0,43	-0,22	1															
4	0,21	0,01	0,69	1														
5	0,49	-0,29	0,80	0,60	1													
6	0,45	0,06	0,73	0,52	0,90	1												
7	0,50	-0,22	0,62	0,35	0,91	0,84	1											
8	0,48	-0,12	0,75	0,44	0,89	0,91	0,93	1										
9	0,56	-0,20	0,61	0,72	0,89	0,78	0,76	0,69	1									
10	-0,23	-0,17	0,25	0,02	-0,06	0,06	-0,21	0,11	-0,28	1								
11	0,67	-0,23	0,68	0,75	0,86	0,71	0,74	0,68	0,96	-0,30	1							
12	0,34	-0,20	0,82	0,65	0,90	0,83	0,83	0,89	0,75	0,11	0,75	1						
13	-0,29	-0,49	-0,54	-0,51	-0,63	-0,83	-0,59	-0,68	-0,61	0,11	-0,58	-0,57	1					
14	-0,21	-0,36	-0,07	-0,07	-0,21	-0,41	-0,29	-0,40	-0,26	-0,03	-0,27	-0,29	0,61	1				
15	0,31	-0,16	0,71	0,63	0,87	0,80	0,69	0,66	0,85	-0,14	0,81	0,75	-0,69	-0,32	1			
16	0,18	0,18	0,00	0,05	0,19	0,30	0,20	0,26	0,28	-0,01	0,26	0,35	-0,31	-0,79	0,30	1		
17	-0,12	0,05	-0,47	-0,48	-0,39	-0,48	-0,32	-0,59	-0,31	-0,63	-0,32	-0,63	0,34	0,49	-0,23	-0,43	1	
18	-0,63	0,35	-0,59	-0,27	-0,43	-0,45	-0,36	-0,57	-0,30	-0,56	-0,38	-0,43	0,18	0,16	-0,15	-0,02	0,65	1

1. Altura al primer fruto (Hembra)
2. Altura al primer fruto (Hermafrodita)
3. Longitud del pedúnculo del fruto (Hembra)
4. Longitud del pedúnculo del fruto (Hermafrodita)
5. Peso del fruto (Hembra)
6. Peso del fruto (Hermafrodita)
7. Longitud del fruto (Hembra)
8. Longitud del fruto (Hermafrodita)
9. Diámetro del fruto (Hembra)
10. Diámetro del fruto (Hermafrodita)

11. Diámetro de la cavidad seminal (Hembra)
12. Diámetro de la cavidad seminal (Hermafrodita)
13. Dureza de la pulpa (Hembra)
14. Dureza de la pulpa (Hermafrodita)
15. Peso de las semillas (Hembra)
16. Peso de las semillas (Hermafrodita)
17. Sólidos solubles $^{\circ}\text{Brix}$ (Hembra)
18. Sólidos solubles $^{\circ}\text{Brix}$ (Hermafrodita)

La tabla 16 contiene los coeficientes de correlación de los descriptores cuantitativos con los seis componentes principales. El total de los seis componentes explican el 95% de la variación total. El primer componente explica el 52% de la variación total y se asocia con los descriptores con peso (hembra $r = 0,91$ y hermafrodita $r = 0,88$) y longitud del fruto (hembra $r = 0,93$ y hermafrodita $r = 0,90$).

Tabla 16. Coeficientes de correlación de los descriptores cuantitativos con los componentes principales para los tipos sexuales hembra y hermafrodita (rotación varimax normalizado)

Descriptores	Componentes principales					
	1	2	3	4	5	6
Altura al primer fruto (Hembra)	0,309	0,092	0,106	0,919	0,069	0,119
Altura al primer fruto (Hermafrodita)	-0,168	0,116	0,166	-0,153	-0,932	-0,025
Longitud del pedúnculo del fruto (Hembra)	0,683	-0,374	-0,179	0,198	-0,013	0,437
Longitud del pedúnculo del fruto (Hermafrodita)	0,350	-0,173	-0,046	0,031	-0,126	0,899
Peso del fruto (Hembra)	0,917	-0,041	0,051	0,180	0,110	0,322
Peso del fruto (Hermafrodita)	0,880	-0,162	0,153	0,176	-0,242	0,191
Longitud del fruto (Hembra)	0,939	0,062	0,109	0,230	0,066	0,015
Longitud del fruto (Hermafrodita)	0,900	-0,272	0,147	0,246	-0,069	0,049
Diámetro del fruto (Hembra)	0,687	0,169	0,188	0,278	0,079	0,574
Diámetro del fruto (Hermafrodita)	-0,075	-0,950	-0,035	-0,135	0,077	-0,089
Diámetro de la cavidad seminal (Hembra)	0,629	0,143	0,169	0,400	0,090	0,617
Diámetro de la cavidad seminal (Hermafrodita)	0,830	-0,270	0,192	0,025	0,092	0,351
Dureza de la pulpa (Hembra)	-0,642	0,003	-0,230	-0,098	0,660	-0,250
Dureza de la pulpa (Hermafrodita)	-0,211	0,120	-0,843	-0,128	0,359	0,030
Peso de las semillas (Hembra)	0,775	0,117	0,176	-0,030	0,022	0,479
Peso de las semillas (Hermafrodita)	0,126	-0,030	0,956	0,005	-0,015	0,056
Sólidos solubles °Brix (Hembra)	-0,274	0,789	-0,404	-0,060	0,023	-0,257
Sólidos solubles °Brix (Hermafrodita)	-0,265	0,684	0,029	-0,661	-0,116	-0,065
Varianza explicada (%)	52,173	12,947	12,482	7,400	5,924	4,882
Valor propio (Eigenvalue)	9,391	2,33	2,246	1,332	0,952	0,878

El segundo componente contribuye con el 13% de la variación total y muestra afinidad por los descriptores sólidos solubles °Brix (hembra $r = 0,78$ y hermafrodita $r = 0,68$) y diámetro del fruto (hermafrodita $r = -0,950$).

Estas asociaciones se detallan en la figura 10 que representa a los descriptores en el plano formado por los componentes uno y dos.

La figura 11 detalla la posición de las accesiones en el plano formado por los componentes uno y dos. Para el primer componente la accesión venezolana VL19 se diferencia claramente de la demás accesiones. Esta accesión tiene los mayores valores de peso y longitud del fruto para este análisis de hembras y hermafroditas. Sin embargo, la accesión VL20, proveniente de este mismo presenta los mínimos valores.

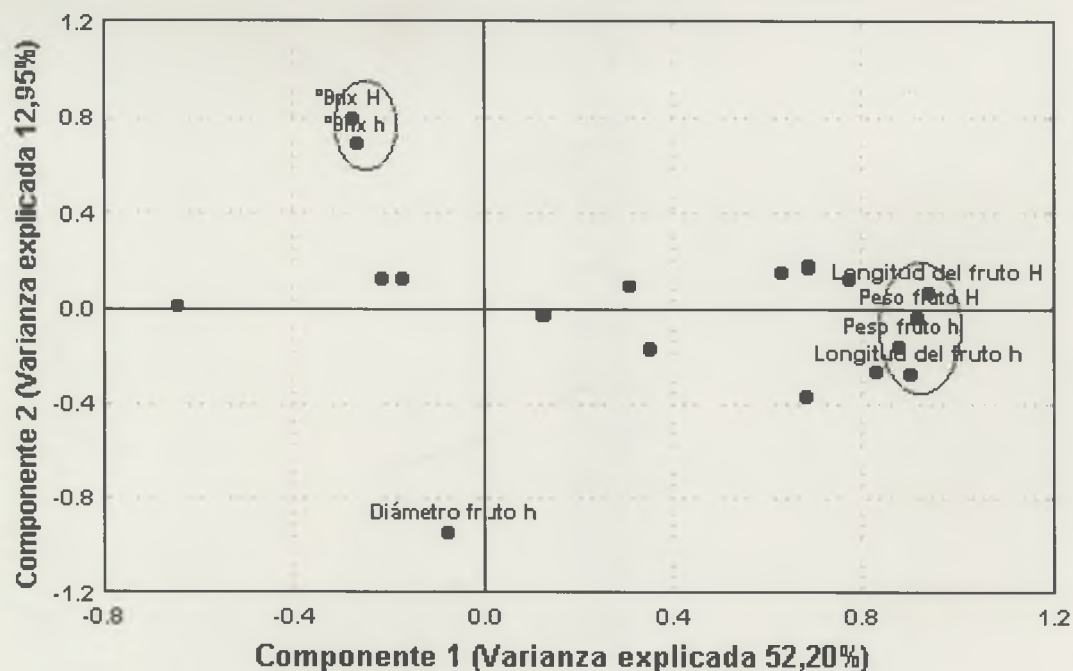


Figura 10. Representación de los descriptores cuantitativos de los tipos sexuales (hembra y hermafrodita) en el plano principal

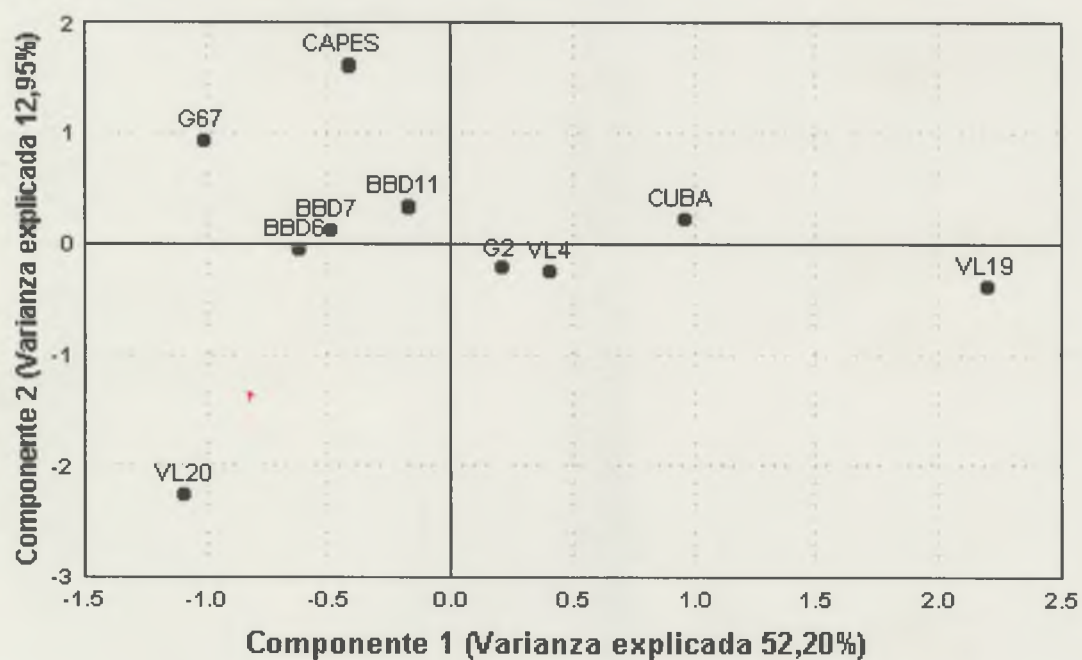


Figura 11. Ubicación de las accesiones de los tipos sexuales (hembra y hermafrodita) en el plano principal

En el segundo componente la accesión hawaiana CAPES posee los mayores valores de sólidos solubles °Brix (hembra: 12,8 y hermafrodita: 13,3), mientras la accesión VL20 muestra los menores valores para °Brix (hembra: 5,3 y hermafrodita: 5,1).

En conclusión, las correlaciones observadas no varían con las submuestras estudiadas y los componentes principales que representan a los descriptores tamaño del fruto, tamaño de la planta y tamaño de la hoja son muy estables entre los análisis. Por esto, se seleccionaron los componentes principales de la muestra más completa (datos de accesiones con parte de las características del fruto) para ser usadas en el análisis de clasificación arbórea. La figura 12 muestra la variación pomológica de la colección. Allí, se aprecia la alta diversidad de tamaño y forma.

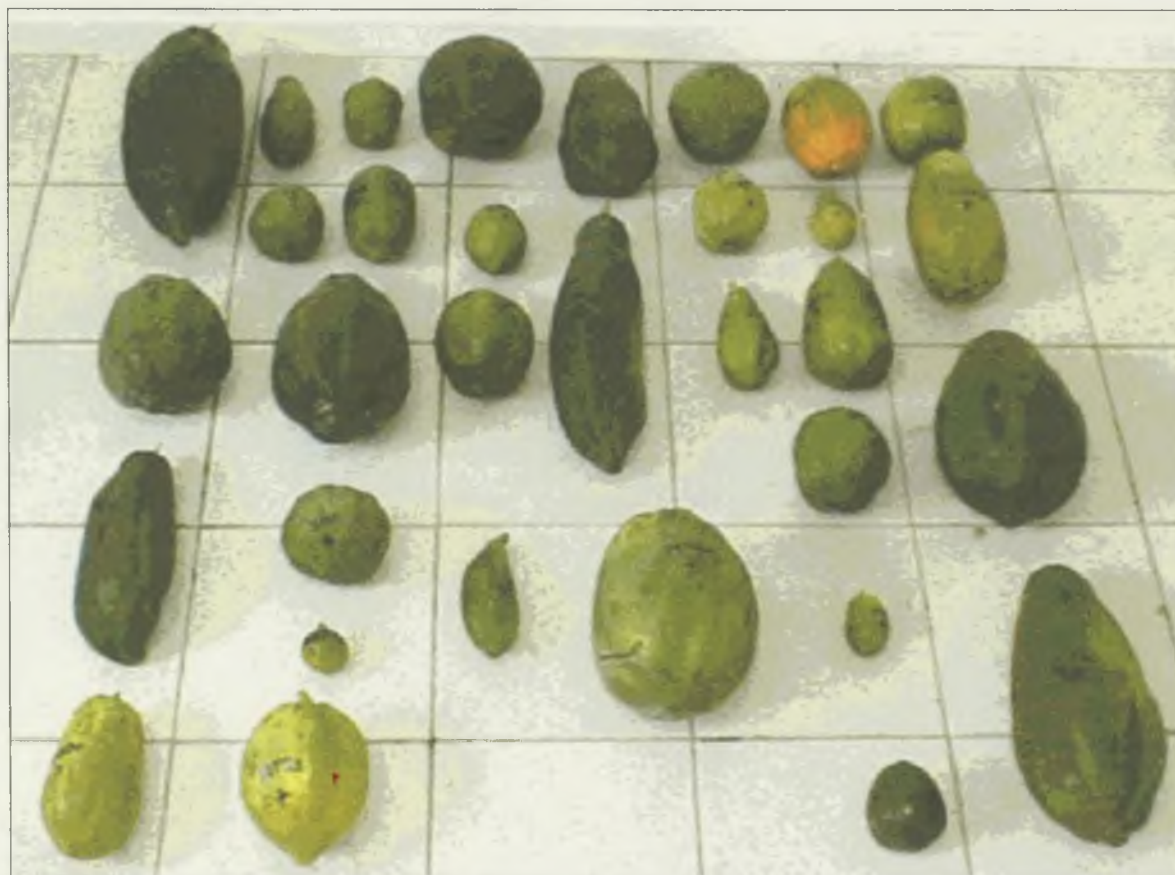


Figura 12. Diversidad pomológica de la colección de antillana y venezolana de *Carica papaya* L.

4.2.1.3 Agrupamiento por mayor proximidad (neighbor joining)

Las accesiones se clasificaron por el método de agrupamiento por mayor proximidad (neighbor joining, figura 13) a partir de los datos cuantitativos de la primera submuestra (datos de accesiones hembras con parte de las características del fruto). Para evitar redundancia de información, se utilizaron los siete componentes principales de esta submuestra. La clasificación arbórea muestra diez ramas principales. La distancia entre las ramas es de menor importancia que la distancia intragrupal. La clasificación arbórea muestra una leve estructuración de accesiones por un mismo origen geográfico. Esta leve estructuración se ve reflejada en las ramas 4, 6 y 9 correspondiendo a accesiones de Venezuela y Barbados. Sin embargo, y en términos generales, las accesiones de un mismo origen geográfico están esparcidas entre las ramas principales. Así, las de Guadeloupe se distribuyen en cinco ramas (1, 2, 4, 7 y 10), las de Venezuela en cuatro ramas (3, 4, 6 y 10), las de Granada en tres ramas (1, 8 y 10) y las de Barbados (3 y 9) en dos ramas. Aunque las accesiones de Guadeloupe están en cinco de las diez ramas del árbol no se muestran afines con las accesiones de Martinica (MTQ1 y MTQ2), Antigua (ATG1) y CUBA. Las accesiones venezolanas muestran una leve estructuración en ramas 4 y 6, sin embargo su distribución es notable y se ven relacionadas con accesiones de Granada (GND11), de Saint Croix (SCR1), de Barbados (BBD6) y de Guadeloupe (G72xG72, G2 y G72). A pesar de la poca representación de Granada (GND5, GND2 y GND11) ellas se distribuyen en ramas diferentes (1, 8 y 10), Martinica muestra sus dos accesiones bien diferenciadas (ramas 5 y 8) y muy afines con las accesiones GND2, CUBA y ATG1. Tres de las cuatro accesiones de Barbados (BBD5, BBD11 y BBD7) se muestran poco diferenciadas y son las de mayor estructuración geográfica en el árbol (rama 9), sin embargo su accesión BBD6 está bien diferenciada y tiene gran afinidad con la accesión venezolana VL18 (rama 3). DESHAIES (Guadeloupe), TND4 (Trinidad) y MTQ1 (Martinica) son las accesiones que más divergen de las demás accesiones. La accesión de tipo 'Solo' (CAPES de Hawaii) solo está relacionada con accesiones de Guadeloupe (rama 2). Guadeloupe y Venezuela son los países donde se observa mayor variación, lo que se puede explicar por la variabilidad allí presente y/o por el mayor número de accesiones de este origen.

4.2.2.1 Datos de accesiones con parte de las características del fruto. El dendograma obtenido por el método de agrupamiento por mayor proximidad (neighbor joining) está representado en la figura 14. Las distancias dentro de cada grupo son más importantes que las distancias entre los grupos. Las accesiones de un mismo origen

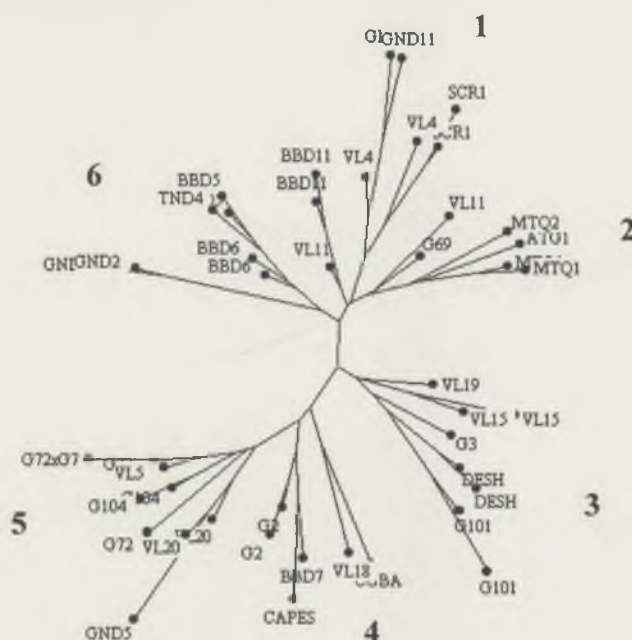


Figura 14. Árbol radial sobre los descriptores cualitativos (distancias de Sokal y Michener). Ubicación espacial de las accesiones

geográfico están esparcidas entre los grupos principales. Así, las de Barbados y las de Granada se distribuyen entre dos grupos, las de Guadalupe entre tres grupos, las de Venezuela están presentes en todos los grupos. Sólo las de Martinica muestran cierta homogeneidad. Venezuela es el país donde se observa mayor variación, lo que se puede explicar por la variabilidad allí presente y/o por el mayor número de accesiones de este origen. La accesión de Hawaii (CAPES) muestra cierta afinidad con la accesión BBD7 de Barbados y las accesiones de Martinica con la accesión de Antigua. Las dos representaciones de la accesión VL4 muestran más relación con SCR1 y GND11 que entre ellas mismas, al igual que la accesión VL11 que se relaciona más con G69 y BBD11.

4.3 Caracterización isoenzimática

Las revelaciones obtenidas para los diez sistemas isoenzimáticos evaluados muestran una buena resolución, pero solamente los isoenzimas *ADH*, *PGM*, *PGI*, *SOD* y *PRX*

presentaron polimorfismo mientras *LAP*, *EX*, *IDH*, *MDH* y *SkDH* aparecieron monomórficas para la colección antillana de este estudio.

La enzima Superóxido dismutasa (*SOD-EC. 1.15.1.1*) es dimérica y muestra dos alelos con tres electromorfos. El primer alelo solo está presente en accesiones de Venezuela, Granada y Guadeloupe. En la mayor parte de las accesiones predomina el segundo alelo.

La enzima Fosfoglucosa isomerasa (*PGI-EC. 5.3.1.9*) es dimérica con dos alelos y tres electromorfos. El primer alelo solo se encuentra en accesiones de Hawaii (SOLO y CAPES), Barbados (BBD11), Costa Rica (CR1), Guadeloupe (G3) y Venezuela (VL17) en estado homocigótico. El segundo alelo predomina en la mayoría de las accesiones.

La enzima Alcohol deshidrogenasa (*ADH-EC. 1.1.1.1*) es una enzima dimérica con tres alelos y cinco electromorfos. El primer alelo solo aparece en las accesiones de G77, VL4, VL11 y SVC1, El tercer alelo es poco común, solo lo muestran accesiones de Hawaii (SOLO y CAPES), Barbados (BBD11 y BBD7) y Venezuela (VL20 y VL17). El segundo alelo es más frecuente en el resto de las accesiones.

La enzima Fosfoglucomutasa (*PGM-EC. 2.7.5.1*) es monomérica con dos alelos y tres electromorfos. El primer alelo es más frecuente en la mayoría de las accesiones. El segundo alelo está en accesiones de CUBA, G104, GND2 y MTQ2.

La enzima Peroxidasas (*PRX-EC. 1.11.1.7*) es dimérica y muestra los mismo patrones de bandas que la enzima *SOD*. Para el estudio enzimático se seleccionó la enzima *SOD* por tener una mayor resolución en el revelado de las bandas.

El anexo I muestra la tabla con los diferentes genotipos obtenidos para las cuatro isoenzimas, 34 genotipos son identificados a partir de 86 individuos y solamente 31 individuos sobre los 86 son homocigóticos para los cuatro locis. La figura 15 muestra los posibles fenotipos para cada isoenzima evaluada.

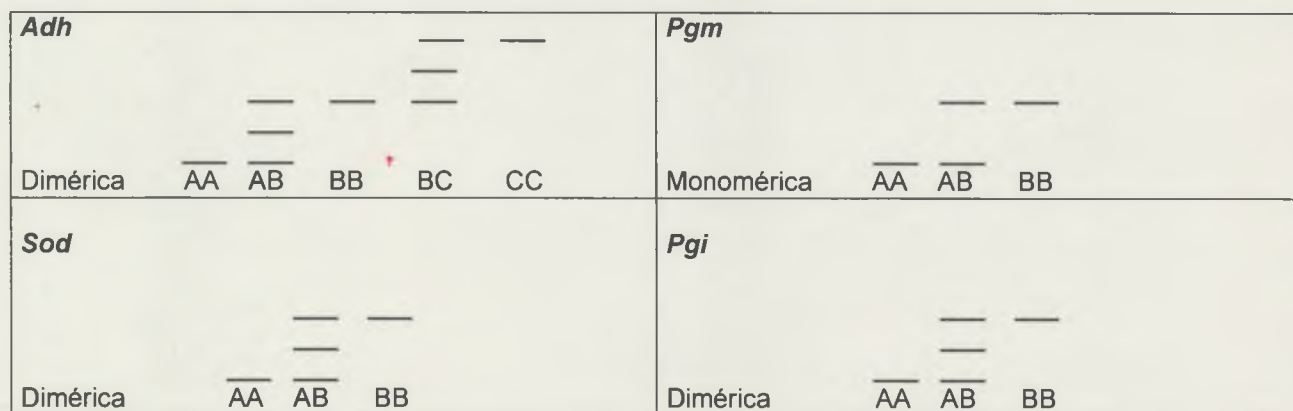


Figura 15. Fenotipos electroforéticos observados para cada isoenzima evaluada

La figura 16 muestra imágenes de las revelaciones de los cuatro sistemas isoenzimáticos que mostraron ser polimórficos.

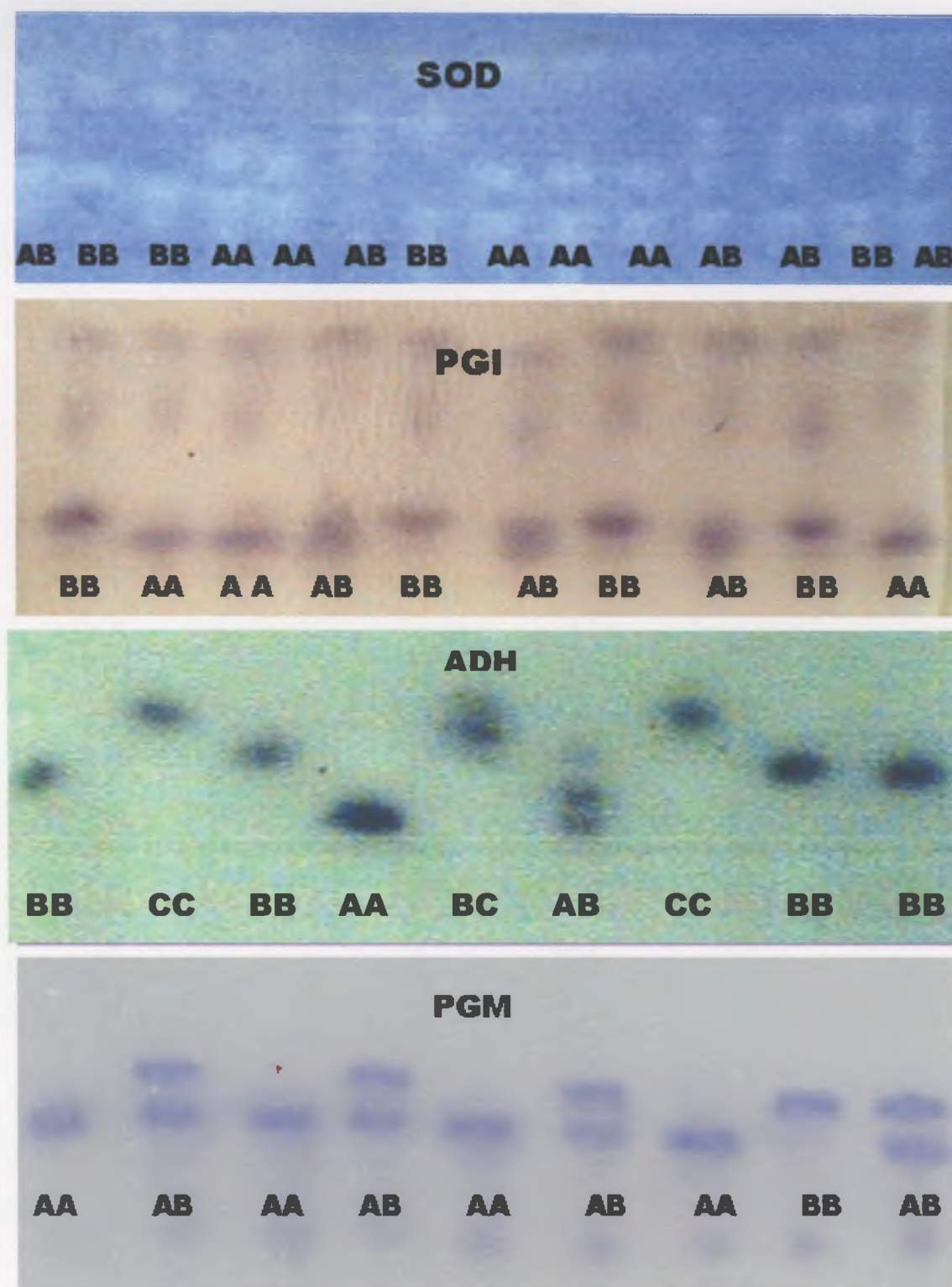


Figura 16. Revelación de las isoenzimas sobre los geles de almidón. *SOD*, Superóxido dismutasa; *PGI*, Fosfogluco isomerasa; *ADH*, Alcohol deshidrogenasa; *PGM*, Fosfoglucomatasa

4.3.1. Distancias y diversidad genética (NEI). La tabla 19 muestra las distancias genéticas entre las poblaciones y la diversidad en cada población y la figura 17 ubica los países dentro de la clasificación arbórea. En el árbol se observan dos ramas principales cada una constituida por tres países. Barbados claramente se ve distante de los demás países, quizá se deba a que Barbados es un atolón aislado de las demás islas de las Antillas. Aunque Barbados se muestra muy distante su diversidad es fuerte (0,41).

Tabla 19. Distancias genéticas entre los principales orígenes representados en la colección antillana y venezolana, y estructuración de la diversidad en cada país

Población	Barbados	Guadeloupe	Granada	Martinica	Trinidad	Venezuela
Barbados	0,00					
Guadeloupe	0,24	0,00				
Granada	0,23	0,07	0,00			
Martinica	0,26	0,07	0,02	0,00		
Trinidad	0,05	0,18	0,13	0,21	0,00	
Venezuela	0,08	0,07	0,11	0,17	0,04	0,00
Diversidad	0,41	0,38	0,27	0,30	0,32	0,42

Las papayas venezolanas parecen estar muy afines con los demás países antillanos, ya que este país muestra los menores valores de distancia genética con otros países y su diversidad es la más fuerte (0,42). Esta afinidad en Venezuela se ve muy reflejada con las papayas de Trinidad (0,04), probablemente por su cercanía geográfica. Granada y Martinica son los países que tienen papayas con mayor afinidad (0,02), a pesar de poseer la diversidad genética más baja (0,27 y 0,30). Las accesiones de Guadeloupe muestran una alta diversidad (0,38) y una afinidad intermedia con los demás países. En general, los países muestran una estructuración de origen geográfica entre norte y sur. Así, Guadeloupe,

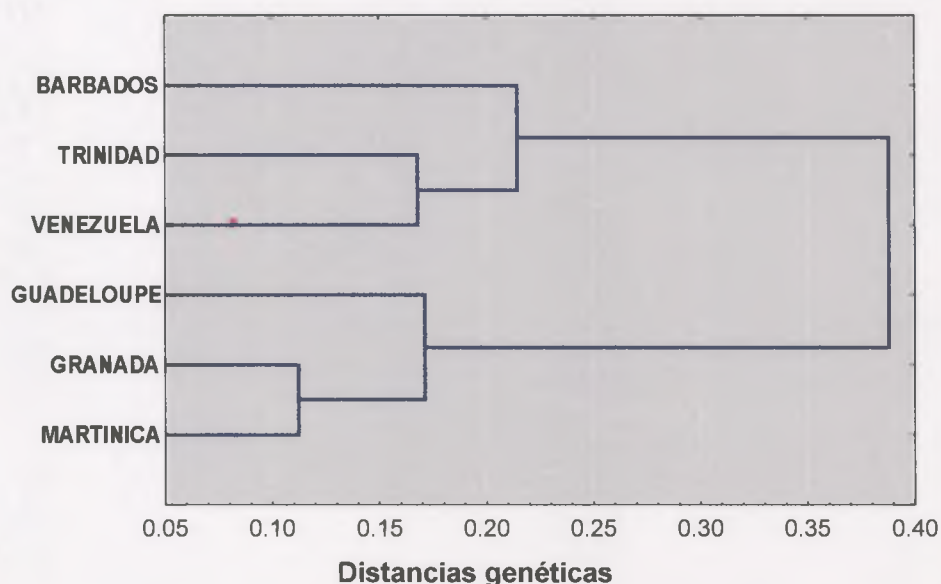


Figura 17. Dendrograma de los principales países mejores representados en la colección (distancias euclidianas, UPGMA)

Martinica y Granada alineados en el arco antillano en el norte y Barbados (atolón aparte de las Antillas), Trinidad y Venezuela en el sur (Anexo J).

4.3.2 Agrupamiento por mayor proximidad (neighbor joining). A partir de los datos del anexo K se construyó la clasificación arbórea (neighbor joining), la figura 18 muestra la distribución de las accesiones para los cuatro sistemas isoenzimáticos (*ADH*, *PGM*, *PGI* y *SOD*).

En el árbol se observan cinco ramas principales. La distancia entre las ramas es de menor importancia que la distancia intragrupal, además no se observa una agrupación de origen geográfica. La rama 1 tiene la mayor representación en individuos y también se ve que la distancia entre sus individuos es mayor que en la demás ramas. Las accesiones de Hawaii (SOLO y CAPES), Venezuela (VL20 y VL17) y Barbados (BBD11 y BBD7) que pertenecen a la rama 1 se muestran muy afines entre ellas y a la vez muy distantes de las demás accesiones. Esta afinidad es debida a que ellas son las únicas accesiones que presentan el tercer alelo para la isoenzima *Adh*. La rama 2 muestra un fuerte agrupamiento de algunas de sus accesiones pero a su vez hay accesiones muy diferenciadas como V11 y G77. En las ramas 3, 4 y 5 se observa una mayor afinidad de las accesiones como en el caso de CUBA, MTQ2, DESHAIES y G3. En general las accesiones de Venezuela y Guadeloupe se ven distribuidas en cuatro ramas, las de Barbados, Granada y Martinica en tres ramas, y la de Trinidad en dos ramas. Las diferencias entre las accesiones de Venezuela es muy notoria como lo muestran las accesiones VL20 (rama 1 y 4), y VL4 (ramas 2 y 3). Aunque Barbados esta representado por un menor número de individuos esta en las ramas 1, 2 y 3. La accesión BBD6 es la que muestra mayor variación ya que está en dos ramas diferentes (2 y 3) y se muestra afines por diferentes países. Entre las accesiones de la rama 5 la variación es poca y se observa que dentro de las accesiones de CUBA, MTQ2 y GND2 no hay variación alguna. Además de la poca variación de esta rama Venezuela no tiene ninguna representación. En el dendograma se resalta la accesión de Saint Vincent que solo esta representada por dos individuos, pero altamente diferenciados (ramas 2 y 3). Entre las accesiones de Venezuela y Guadeloupe hay alta afinidad. Además las accesiones de estos países reflejan la variación de las demás accesiones antillanas para los marcadores isoenzimáticos.

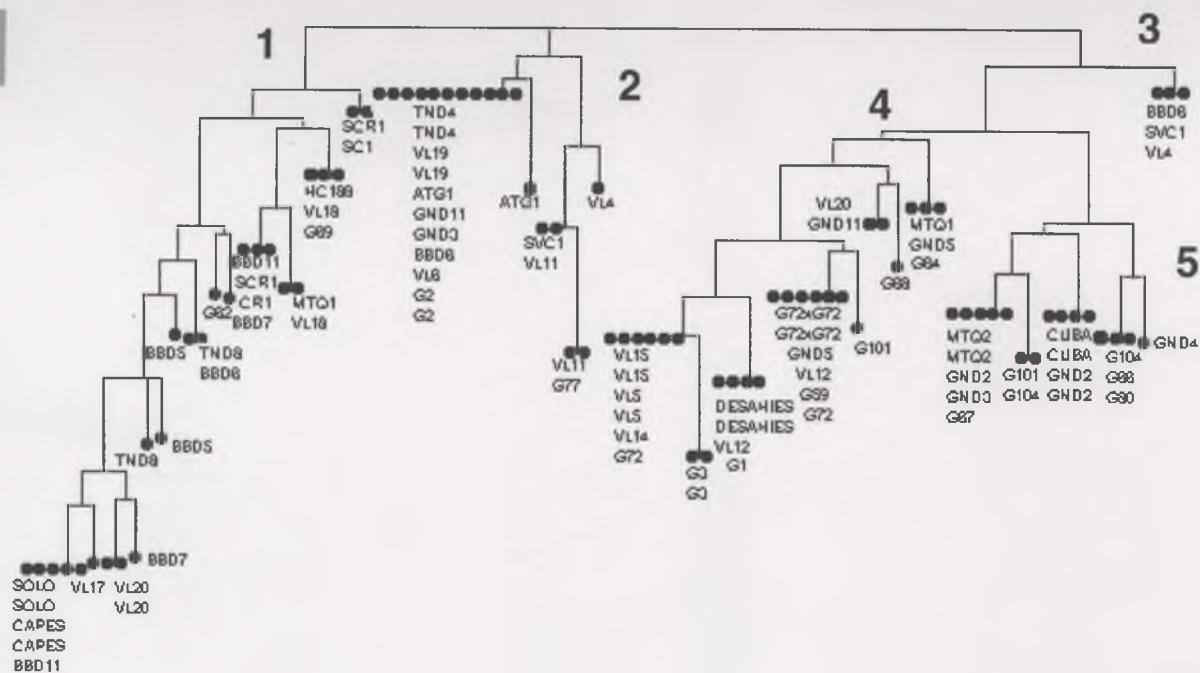
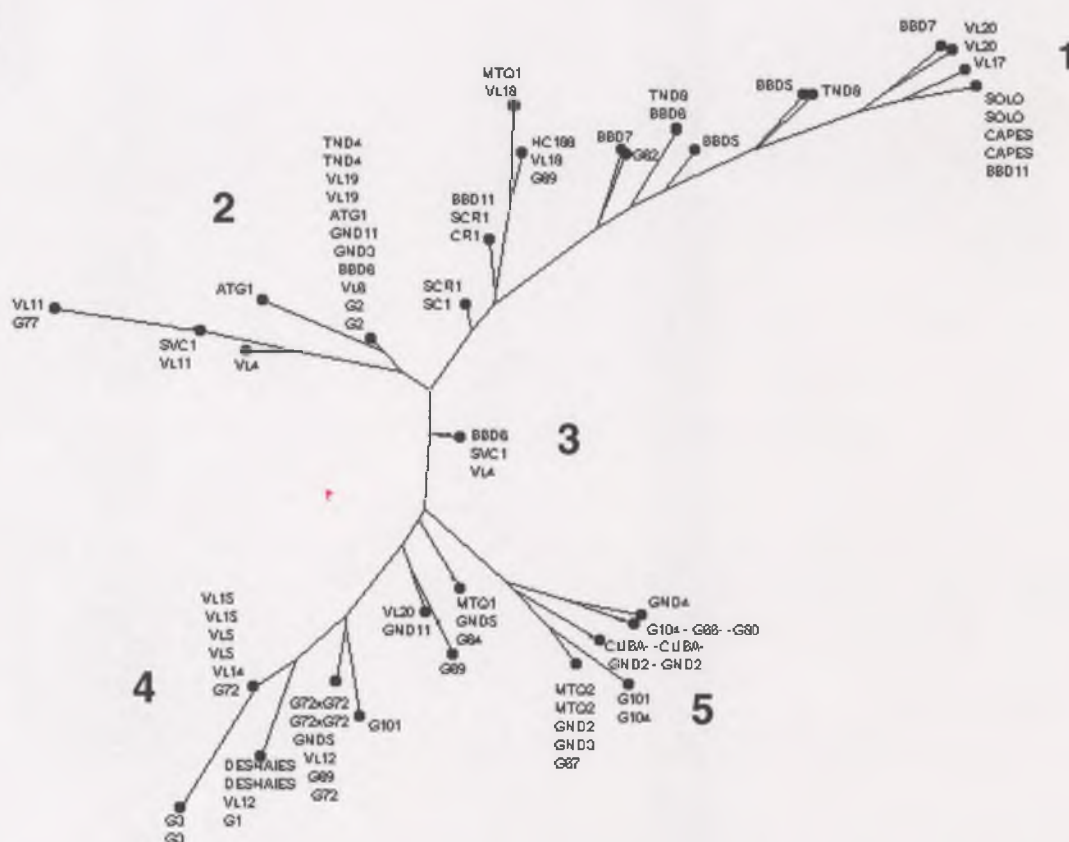
A**B**

Figura 18. Resultado del análisis de clasificación (neighbor joining, distancia de Jaccard);
A: dendrograma clásico; **B:** árbol radial

5. DISCUSION

Las proporciones de los tipos sexuales hembra y hermafrodita en la colección de *Carica papaya* L. muestran a las plantas hembras predominando en la mayoría de las accesiones. Solamente en las accesiones de Barbados y Trinidad hay una mayor presencia del tipo sexual hermafrodita. En total, las plantas hembras tienen una proporción de 2:1 sobre las hermafroditas (59,51% y 30,24%).

El análisis de varianza sobre los descriptores vegetativos de las plantas hembra y macho reveló que el tipo sexual tiene influencia sobre los descriptores: número de nudos a la primera flor, longitud del pedúnculo floral, índice longitud/diámetro de la flor, altura a la primera flor, longitud del peciolo, longitud de la hoja, ancho de la hoja. Estos resultados confirman lo encontrado por Funguet *et al.* (1996) en su trabajo de caracterización morfológica de poblaciones venezolanas. Desafortunadamente este breve reporte no menciona los caracteres influenciados por el tipo sexual. Nakasone y Storey (1955) afirman no encontrar diferencias en el descriptor la altura a la primera flor entre plantas hembras y machos. Quizá, esta divergencia con nuestros resultados se deba a que ellos estudiaron cultivares hawaianos (*Betty* y *Linea 5* hermafrodita solo) y estos muestran tener características morfológicas muy homogéneas según las figuras de las plantas en su reporte. En futuros trabajos de caracterización morfológica de la colección antillana y venezolana, para los descriptores cuya expresión depende del tipo sexual, se debería tomar el descriptor tanto para la planta hembra como para la planta macho. Cuando el tipo sexual no tiene influencia, basta con tomar en la accesión la información de un solo tipo sexual o el promedio entre hembra y macho como en el caso de los descriptores longitud entrenudos, altura de la planta y diámetro del tronco.

Los descriptores cuantitativos mostraron correlaciones lógicas y fuertes, como el caso del tamaño del fruto, longitud del fruto, diámetro del fruto, altura al primer fruto, número de nudos a la primera flor, longitud del pedúnculo floral, longitud de la hoja, ancho de la hoja, entre otros. Estos descriptores son los que han contribuido más a la diferenciación entre las accesiones. Sin embargo, los descriptores cuantitativos no tienen correlaciones significativas con los descriptores cualitativos puros y ordinales.

El análisis de componentes principales muestra los primeros tres componentes representando a los descriptores asociados con tamaño del fruto en el primer componente, tamaño de la planta en el segundo componente y tamaño de la hoja

en el tercer componente. Estos componentes siempre se mantuvieron estables en las cuatro submuestras evaluadas, a pesar de introducir descriptores o al disminuir el número de accesiones (1, datos de accesiones hembras con parte de las características del fruto; 2, datos de accesiones hembras con todas las características del fruto; 3, datos de accesiones hembras y machos; 4, datos de accesiones hembras y hermafroditas). Además la varianza total y el valor propio de cada descriptor se mantienen estables.

El análisis de clasificación por mayor proximidad (neighbor joining) muestra una gran variación entre las accesiones de cada país para los descriptores morfológicos e isoenzimáticos. Las accesiones Guadeloupe y Venezuela siempre están distribuidas en las principales ramas del dendograma en ambos análisis. En el dendograma del análisis morfológico se observa una leve estructuración de origen geográfico en las accesiones de Barbados y Venezuela. A nivel isoenzimático las accesiones de cada país se muestran muy dispersas y no se observa una estructuración geográfica. Sin embargo, cuando las accesiones son agrupadas por su lugar de origen se observa estructuración geográfica entre norte y sur. Así, las papayas de Venezuela, Trinidad y Barbados en el sur y Guadeloupe, Martinica y Granada en el norte. Esta diferencia de diversidad quizá se deba al aislamiento entre cada isla que trae como consecuencia una disminución del flujo de genes. En el dendograma las accesiones de Hawaii (CAPES y SOLO) se muestran relacionadas con las accesiones de Barbados. Esto se debe a que los cultivares de papaya de Hawaii provienen de Barbados por 30 generaciones de cruzamientos y selección desde el año 1910 (Torres, 1982). Según, Funguet *et al.* (1996) las papayas de Hawaii se diferencian de los cultivares de Venezuela para los descriptores morfológicos. Esta afirmación concuerda con nuestros resultados, ya que en los análisis morfológicos estas dos zonas muestran estar distantes.

Morshidi (1998), en su estudio control genético de isoenzimas en *Carica papaya* L. encontró alto polimorfismo en las enzimas *PGI* (cuatro alelos y siete electromorfos) y *SkD* (tres alelos y seis electromorfos). Estos resultados difieren de los nuestros, ya que las enzimas *PGI* mostró dos alelos con tres electromorfos y la *SkD* un alelo siendo monomórfica. Quizá esta discrepancia en el polimorfismo es debido a que el germoplasma que Morshidi (1998) utilizó es de origen Sudamericano y *Carica papaya* L. según Samson (1989) y Badillo (1993) tiene su centro de origen en Centroamérica. Además, Morshidi analizó 131 accesiones contra 46 estudiadas en este trabajo.

En términos generales, el germoplasma estudiado de *Carica papaya* L. tienen una alta variación a nivel pomológica. Esta variación es muy fuerte en las accesiones de Venezuela y esta reflejada en las papayas del arco Antillano.

El análisis de resultados demuestra que muchas de las accesiones no están fijadas y presentan un nivel de heterocigocidad importante que puede ser ligado a la naturaleza dióica de *Carica papaya* L. De otra parte, será necesario realizar algunos ciclos de fijación antes de poder proponer un material homogéneo a los productores.

Tanto a nivel morfológico como isoenzimático las accesiones de Guadeloupe y Venezuela presentaron una fuerte diversidad genética. Este fuerte polimorfismo y la presencia de cultivares resistentes a *Erwinia* sp confieren un carácter prioritario en su conservación y evaluación.

5.1. Perspectivas

- ❖ La estructuración genética observada es bastante baja, lo que sugiere evaluar más marcadores isoenzimáticos o marcadores genéticos del ADN como polimorfismo de ADN amplificado al azar (RADP), polimorfismo de longitud de fragmentos amplificados (AFLP), o lo que sería ideal por STMS (Sequence Tagged Microsatelites).
- ❖ Fortalecer la colección con más accesiones de los países estudiados y sobretodo de Guadeloupe y Venezuela donde la variabilidad es importante y que incluso hay accesiones con resistencia a la bacteriosis (*Erwinia* sp.).
- ❖ Establecer colaboraciones con países latinoamericanos para estudiar la diversidad genética del germoplasma de *Carica papaya* L. y analizar diferencias y semejanzas con el germoplasma caribeño.

6. CONCLUSIONES

- ❖ Las proporciones obtenidas de los tipos sexuales muestran a las plantas hembras predominando sobre las plantas hermafrodita. El tipo sexual hermafrodita es frecuente en las accesiones de Barbados y Venezuela, pero poco presente en las accesiones de Guadeloupe y Martinica.
- ❖ El tipo sexual muestra tener influencia sobre los decriptores morfológicos vegetativos: número de nudos a la primera flor, longitud del pedúnculo floral, índice longitud/diámetro de la flor, altura a la primera flor, longitud del peciolo, longitud de la hoja, ancho de la hoja.
- ❖ Los descriptores cualitativos no están relacionados significativamente con los descriptores cuantitativos.
- ❖ Los descriptores morfológicos relacionados con tamaño del fruto, tamaño de la planta y tamaño de la hoja están fuertemente correlacionados y están representados por los primeros tres componentes principales en las submuestras evaluadas.
- ❖ La diversidad pomológica e isoenzimática encontrada en las accesiones del arco antillano es reflejada en las accesiones venezolanas.
- ❖ La variación encontrada en los descriptores morfológicos no muestra una estructuración fuerte y ninguna diferenciación de origen geográfica es aparente en los análisis multivariado. Sin embargo, la distribución de ciertos caracteres como la presencia del tipo sexual hermafrodita es innegable entre los países.
- ❖ A nivel de las frecuencias alélicas de las isoenzimas aparece una diferenciación entre los países del sur (Venezuela, Trinidad y Barbados) y las islas de Guadeloupe, Martinica y Granada en el norte.

BIBLIOGRAFIA

Internet. Anonimo. Papaya 1.

<http://agrolink.moa.my/comoditi/papaya/papaya.html>.

Internet. Anonimo. Papaya. <http://www.crfp.org/pubs/ff/papaya.html>.

Achicanoy L, H. 1994. Enfermedades de la papaya. 1er. Seminario taller : El cultivo de la papaya, Monteria, Colombia, Comité Fruti-Hortícola de Córdoba, CORPOICA.

Adsuar, J. 1947. Studies on virus disease of papaya. Transmission of papaya mosaic. Journal Agricultural University. Puerto Rico **31**: 248-256.

Alix, C., *et al.* 1999. Frutales y Condimentarias del Trópico Húmedo. La Ceiba, Honduras: CURLA; PDBL II; AFE/COHDEFOR; DICTA. 325 p.

Anonymous 1978. Inventaire et état actuel des travaux de recherche entrepris par L'IRFA sus différentes espèces fruitières arbustives et la diversification. Fruits **33** (9): 623-627.

Aradhya, K., *et al.* 1995. Isozyme variation in lichee *Lichi chinensis* Sonn. Scientia Horticulturae **63**:21-35.

_____. 1994. Isozyme variation in cultivated and wild pineapple. Euphytica **79**: 87-99.

_____. 1999. A phylogenetic analysis of the *Carica* sp. *Caricaceae* based on restriction fragment length variation in a *cpDNA* intergenic spacer region. Genetic Resources and Crop Evolution **46**: 579-586.

Arumuganathan, K. and Earle, E.D. 1991. Nuclear DNA content of some important plant species. Plant Molecular Biology Reporter **9** (3): 208-218.

Arora, I. K. and Sling, R. N. 1978. Growth hormones and *in vitro* callus formation of papaya. Scientia **8**: 357-361.

Arriola, M. C., *et al.* 1980. Papaya. Tropical and Subtropical Fruits. S. Nagy and P. E. Shaw. Westport, CT, AVI.

Auxcilia, J. and Sathiamoorthy, S. 1996. Screening dioecious papayas for latex yield and proteolytic enzyme activity. Southan-Indian-Horticulture.

Badillo, V. M. 1971. Monografía de la familia Caricaceae. Maracay, Venezuela, Asociación de Profesores, Universidad Central de Venezuela.

_____. 1993. Caricaceae: Segundo esquema. Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela Alcance **43**: 111.

Bernal, H. Y. y Correa, J. E. 1990. Especies vegetales promisorias de los países del convenio Andrés Bello. Bogotá.

Beyers, M., *et al.* 1979. Irradiation of subtropical fruits. 1. Composition tables of mango, papaya, strawberry and litchi fruits at the edible-ripe stage. Journal Agricultural Food Chemical **27**: 37-42.

Bhutiani, R. C. 1963. Papaya. Mysore, Indian Centr. Food Techn.

Brewbaker, J. L. 1987. Leucaena: a multipurpose tree genus for tropical agroforestry. Agroforestry, a decade of development. H. A. Steeppler and P. K. Nair. Nairobi, Kenya, ICRAF.

Caldaza, J. 1967. Status del mejoramiento de la papaya en la Molina, Peru. Agronomía Tropical **17** (4): 381-389.

Capoor, S.P and Varma, P.M. 1958. A mosaic disease of papaya in Bombay. Ind. Agr. Sc **78**: 225-234.

Castillo, B., *et al.* 1998. Plant regeneration from encapsulated embryos of *Carica papaya* L. Plant Cell Reports **17**: 172-176.

Chan, Y. K. and Mak, C. 1993. Production de F1 hybrid seeds from a 6 x 6 diall of papaya *Carica papaya* L.. MARDI Res. Journal **21** (1): 1-6.

Chandler, W. H. 1958. Evergreen Orchards. Philadelphia.

Chein, Y. C., *et al.* 1982. Chromosomal and isozyme studies of *Nicotiana tabacum*-*Glycyne max* hybrid cell lines. Theoretical And Applied Genetic **62**: 301-304.

- Chen, M. H., *et al.* 1987. Somatic embryogenesis and plant regeneration in *Carica papaya* L. tissue culture derived from root explants. *Plant Cell Reports* **6**: 348-351.
- Chen, M. H., *et al.* 1991. Somatic embryogenesis and plant regeneration from immature embryos of *Carica papaya* x *Carica cauliflora* cultured *in vitro*. *Can. Jour. Bot* **69**: 1913-1918.
- Chen, M. H. and Chen, C. C. 1992. Plant regeneration from *Carica* protoplasts. *Plant Cell reports* **11**: 404-407.
- Cheng, Y.H., *et al.* 1996. Efficient transformation of papaya by coat protein gene of papaya ringspot virus mediated by *Agrobacterium* following liquid-phase wounding of embryogenic tissues with carborundum. *Plant Cell Reports* **16**: 127-132.
- Cituk, D.E., *et al.* 1996. Producción de papayo *Carica papaya* L. variedad Maradol para Yucatan. Instituto Tecnológico Agropecuario N°. 2, Centro de Investigaciones y graduados Agropecuarios. Merida, Yucatan, Mexico, Septiembre.
- Conover, R. A. 1962. Virus diseases of the papaya in Florida. *Phytopathology* **52** (1): 6
- Conover, R. A. 1964. Distortion ringspot, a severe virus disease of papaya in florida. *Proc. Florida State Hort Soc* **77**: 248-256.
- Cônsoli, L., *et al.* 1995. Plant transformation mediated by *Agrobacterium rhizogenes* optimization of the infection process. *Rev. Brasil. Genet* **18** (1): 115-119.
- Cook, A. A. 1972. Virus disease of papaya. *Bull. Florida Agr. Exp. Station* 750: 1-19.
- Cook, A. A. 1975. Disease of tropical and subtropical fruits and nuts. New York, Hafner Press: 70-73.
- Cook, A. A. and Mildranth, G. M. 1971. Virus disease of papaya on Oahua Hawaii and identification of additional diagnostic host plants. *Plants Disiase Reports* **55**: 185-188.
- Crawford, D.J. 1990. Plant molecular systematics.

- Davis, M.J., *et al.* 1996. Association of a bacterium and not a phytoplasma with Papaya Bunchy Top disease. The American Phytopathological Society **86** (1):102-109.
- De Bruijne, E., *et al.* 1974. Actions of hormones and embryoid formation in callus cultures of *Carica papaya*. Intl. Symp. Fytofarmacia. Fytiatrie **26**: 637-645.
- Degani, C., *et al.* 1990. Enzyme polymorphism in maongo. Journal American Society Horticultural Science **115** (5): 844-847.
- Dickman, M. B. and Alvarez, A. M. 1983. Latente infestation of papaya caused by *Colletotrichum gloeosporoides*. Plant Disease **67**(7): 748-750.
- Doebley, J. 1989. Isozyme evidence and evolution of crop plants. In: D.E. Soltis & P.S. Soltis Eds, Dioscorides Press, portland, Oregon. Isozymes in Plant Biology, pp.165-191.
- Drew, R. A. 1988. Rapid clonal propagation of papaya *in vitro* from mature field-grown. HortScience **23** (3): 609-611.
- _____ 1992. Improved techniques for *in vitro* propagation and germplasm storage of papaya. HortScience **27**10: 1122-1124.
- _____ 1995. Applications of Biotechnology to Fruit and Nut Species. The Six Conference of the Austrliasan Council on Tree and Nut Crops Applications of Biotechnology to Fruit and Nut Species, Lismore, Australia.
- Ellis, R. H. 1984. Revised table of seed storage characteristics. FAO/IBPGR Plant Genetic Resources Newsl **58**: 16--33.
- Escudero, J., *et al.* 1994. Yield of three papaya genptypes and their tolerance to papaya ringspot virus in Puerto rico. Journal Agricultural University. Puerto Rico **78** (3-4): 111-121.
- Evans, D. A., *et al.* 1980. Somatic hybrid of *Nicotiana glauca* and *Nicotiana tabacum* obtained by protoplast fusion. Physol. Plant **48**: 225-230.
- FAO 1999. Organizacion de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentacion, Anuario.
- Fitch, M. M. M. and Manshardt, R. M. 1990. Somatic embryogenesis and plant regeneration from immature zygotic embryos of papaya *Carica papaya* L.. Plant Cell Reports **9**: 320-324.

- Fitch, M. M. M., *et al.* 1990. Stable transformation of papaya via microprojectile bombardment. *Plant Cell Reports* **9**: 189-194.
- Fitch, M. M. M. 1991. Development of Genetic Transformation Systems for papaya. Ph. D. dissertation. University of Hawaii. Honolulu, Hawaii. August p.277.
- Fitch, M. M. M., *et al.* 1992. Virus resistant papaya plants derived from tissues bombarded with the coat protein gene of papaya ringspot virus. *Biotechnology* **10**: 1466-1472.
- Fitch, M. M. M. 1993. High frequency somatic embryogenesis and planta regeneration from papaya hypocotyl callus. *Plant Cell. Tissue and Organ Culture* **32**: 205-212.
- Fitch, M. M. M., *et al.* 1993. Transgenic papaya plants from *Agrobacterium*-mediated transformation of somatic embryos. *Plant Cell Reports* **12**: 245-249.
- Fich, M.M.M., *et al.* 1998. Progression transgenic papaya *Carica papaya* research: transformation for broader resistance among cultivares and micropropagating selected hybrid transgenic plants. Proc. Int. Symp. Biotechnology Tropical & Subtropical Species. *Acta Horticulturae* **461**: 315-319.
- Frossard, P. 1969. Les maladies du papayer. *Fruits* **24** (11-12): 473-482, 483-490.
- Frossard, P., *et al.* 1985. Un deperissement du papayer aux Antilles Francaises associe a un *Erwinia* sp. du groupe amylovora. *Fruits* **40** (9): 583-595.
- Funguet, B., *et al.* 1994. Evaluación de las características morfológicas, rendimiento y calidad del fruto de algunas poblaciones de lechosa *Carica papaya* L. cultivadas en Venezuela. En: V CONGRESO NACIONAL DE FRUTALES. Resúmenes 4-7 de Octubre. Maracay, Venezuela. p.107.
- Fusagri. 1978. Enfermedades del tallo y hojas de la lechosa. *Noticias Agrícolas* **8** (17): 65-68.
- _____. 1982. Recomendaciones para el cultivo de la lechosa. *Noticias Agrícolas* **9** (35): 149-154.
- Gates, P. and Boulter, D. 1979. The use of isoenzymes as an aid to the breeding of field beans *Vicia faba* L.. *New Phytol* **83**: 783-791.
- Gonsalves, D. 1998. Control of papaya ringspot virus in papaya: A case study. *Annual Reviews. Phytopathol* **36**: 415-437.

- Geurts, I. F. 1981. Aspects related to germplasm conservation the *Carica papaya* L. Amsterdam, Royal Tropical Institute.
- Guérout, R. 1969. Le papayer. Les parasites animaux. *Fruits* **24** (6): 325-336.
- Guevara, Y., *et al.* 1993. Marchitez bacteriana del lechoso *Carica papaya* L. en Venezuela. *Agronomía Tropical* **43** (3-4): 107-116.
- Hamrick, J.L. and Godt, M.J. 1990. Allozyme diversity in plant species. In : A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler & B.S. Weir Eds, *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources*. Sinauer Associates. Inc., Publishers, Sunderland, MA.
- Heinz, D. J. and Mee, G. W. P. 1971. Morphologic, cytogenetic, and enzymatic variation in *Saccharum* species hybrid clones derived from callus tissue. *American Journal Botanical* **58**: 257-262.
- Henry, R.J. 1998. Practical applications of molecular markers to tropical and subtropical species. *Proc. Int. Symp. Biotechnology Tropical & Subtropical Species. Acta Horticulturae* **461**: 107-111.
- Hofmeyr, J. D. J. 1933. Seleksie van papayas. *Boerderij S Afrika* **8** (85): 159-160.
- Horovitz, S. y Jimenez, H. 1967. Cruzamientos interespecíficos e intergenéricos en *Caricaceae* y sus implicaciones fitotécnicas. *Agronomía tropical* **174**: 323-359.
- IBPGR 1986. Genetic resources of Tropical and Sub-Tropical Fruits and Nut Excluding *Musa*. Roma, International Board for Plant genetic resources.
- IBPGR 1988. Descriptors for papaya. Rome, Italia, International Board for Plant Genetic Resources.
- Ishii, M. and Holtzman, O.Y. 1963. Papaya mosaic virus diseases in Hawaii. *Plant Disease Reports* **47**: 947-951.
- Islam, R. and Joarder, O. I. 1996. Totipotency of *Carica papaya*. *Rice-Biotechnology-Quarterly* **26**: 26-33.
- Jensen, D.D. 1949a. Papaya virus with special reference to papaya ringspot. *Phytopathology* **39**: 191-211.
- _____. 1949b. Papaya ringspot and its insect vector relationship. *Phytopathology* **39**: 212-220.

- Jimenez, H. y Horovitz, S. 1958. Cruzabilidad entre especies de *Carica*. *Agronomía tropical* **17** (4): 207-215.
- Jindal, K. K. and Singh, R. N. 1976. Electrophoretic changes in soluble proteins during vegetative and development of male and female papaya plants. *Biochem. Physiol. Pflanz* **5**: 301-307.
- Jobin D, M. P., *et al.* 1997. RAPD and isozyme analysis of genetic relationships between *Carica papaya* and wild relatives. *Genetic Resources and Crop Evolution* **44**: 471-477.
- Jordan, M., *et al.* 1986. Isolation, culture and fusion of *Carica candimarcensis* and *C. papaya* protoplasts. *Gartenbauwissenschaft* **51**: 175-178.
- Jordan, M., *et al.* 1983. Regeneration of plantlets by embryogenesis from callus cultures of *Carica cundimarcensis*. *Plant Science Letter* **28**: 321- 326.
- Jordan, M. and Velozo, J. 1996. Improvement of somatic embryogenesis in highland-papaya cell suspensions. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* **44**: 189-194.
- Kasasian, L. 1971. *Weed control in the tropics*, Leonard Hill.
- Kempler, C. and Kabaluk, T. 1996. Babaco *Carica pentagona* Heil.: A possible crop for the Greenhouse. *HortScience* **31** (5): 785-788.
- Khuspe, S., *et al.* 1980. Utilization of tissue culture to isolate interspecific hybrids in *Carica* L. *Plant Tissue Culture, Genetic Manipulation and Somatic Hybridization of Plant Cells*, Bombay.
- Lastra, R. 1981. Papaya apical necrosis, a new disease associated with a Rhabdovirus. *Plant Disease* **65** (5):439-440.
- Larkin, P. J. and Scowcroft, W. R. 1981. Somatic variability-A novel source of variability from cell culture for plant improvement. *Theoretical And Applied Genetic* **60**: 197-214.
- Lassoudière, A. 1968a. Le papayer. *Fruits* **23** (10): 523-529.
- _____ 1968b. Le papayer. *Fruits* **23** (11): 585-596.
- _____ 1968c. Le papayer. *Fruits* **24** (2): 105-113.
- León, J. 1987. *Botanica de los cultivos tropicales*. San José, Costa Rica, Instituto Interamericano de Cooperación para la agricultura.

- Leung, W. W. T. and Flores, M. 1961. Food composition table for use in Latin America. Washington, D C, national Institutes of Health and Institute of Nutrition of Central America and Panama.
- Liquido, N., *et al.* 1989. Infestation rates of papaya by fruit flies Diptera: Tephritidae in relation to the degree of ripeness. *Entomology* **82**: 213-219.
- Litz, R. E. and Conover, R. A. 1977. Tissue culture propagation of papaya. *Proc. Fla. State Hort. Soc.* **90**: 245-246.
- _____. 1978. *In vitro* propagation of papaya. *HortScience* **13**: 241-242.
- _____. 1979. Development of systems for obtaining parasexual *Carica* hibrids. *Proc Fla State Hort Soc* **92**: 281-283.
- _____. 1980. Somatic embryogenesis in cell cultures of *Carica stipulta*. *HortScience* **15**: 733-735.
- Litz, R. E. 1986. Effect of osmotic stresses on somatic embryogenesis in *Carica* suspension cultures. *Journal American Society Horticultural Science* **111**(6): 969-972.
- _____. 1991. Cultivo de embriones y óvulos. Cultivo de Tejidos en la Agricultura. W. M. Roca and L. A. Mroginski. Cali, Colombia, CIAT No. 151: 296-312.
- Lizana, L. A. 1990. Mountain papaya. Fruits of tropical and subtropical origin. S. Nagy, P. E. Shaw and W. F. Wardowski. Florida, Florida Science Source, In: 166-177.
- Lopez, P. O. 1972. Identificación de la virosis de la lechosa *Carica papaya* L. en Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela* **6**: 5-36.
- Loureiro, M.C., *et al.* 1971. Papaya tree *Carica papaya* L., a new host of Symphytan. *Rev. Ceres, Visçosa* **18** (97): 253-260.
- Magdalita, P. M., *et al.* 1996. Screening dioecious papayas for altex yield and proteolytic enzyme activity. *Australian. Journal of Botany* **44** (3): 343-353.
- Magdalita, P. M., *et al.* 1998. Randomly amplified polymorphic DNA markers for a *Carica* interespecific hibrid. *Proc. Int. Symp. Biotechnology Tropical & Subtropical Species. Acta Horticulturae* **461**: 133-140.

- Magil, W., *et al.* 1994. Physiological and biochemical studies of seed storage parameters in *Carica papaya*. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section B Biological Science **102**: 439-442.
- Mahon, R. E., *et al.* 1996. Transformation of an Australian variety of *Carica papaya* using microprojectile bombardment. Aust. J. Plant Physiol **23**: 679-685.
- Malan, E. F. 1953. The production of papayas. *Farming in South Africa*.
- Manshardt, R.M., *et al.* 1995. Papaya breeding for PRV resistance. Acta Cultural **370**: 27-32.
- Manshardt, R. M. 1992. Papaya. Biotechnology of perennial fruit crops. F. A. Hammerschlag and R. E. Litz. Wallingford; UK, CAB International: 489-511.
- Manshardt, R. M. and Wenslaff, T. F. 1989a. Zygotic polyembryony in interspecific hybrids of *Carica papaya* and *C. cauliflora*. Journal American Society Horticultural Science **114** (4): 684-689.
- _____. 1989b. Interspecific hybridation of papaya with other *Carica* species. Journal American Society Horticultural Science **114** (4): 689-694.
- Marin, S. L. D. y Gómez, J. A. 1986. Morfología e biología floral do mamoeiro. Informe Agropecuario, Belo Horizonte **12** (134): 10-18.
- Marler, T.E. 1994. Papaya. In: Schaffer, B. and Andersen, P.C. (eds) Handbook of Environmental Physiology of Fruits Crops Vol. 2, Subtropical and Tropical Crops. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 216-224.
- Marys, E., *et al.* 1995. Properties of a previously undescribed supercoiled filamentous virus infecting papaya in Venezuela. Archives of virology **140**: 891-898.
- Mata C, J. 1979. Mejoramiento en *Carica* para un mayor contenido de papaina. Caracas, Universidad central de Venezuela Facultad de Agronomía instituto de genética.
- Medina, J.C. 1995. MAMAO. Serie frutas tropicales N°7. EDIÇÃO REVISTA E AMPLIADA. ITAL.
- Mejia, R. y Rengifo, E. 1995. Plantas medicinales de uso popular en la Amazonía Peruana. Perú, Agencia Española de Cooperación Internacional.

- Mendoza D, E. 1994. Agrobiotecnología. México. Grupo editorial Iberoamérica.
- Mondal, M., *et al.* 1990. *In vitro* propagation of shoot buds of *Carica papaya* L. *Caricacea* var. Honey Dew. *Plant Cell Reports* **8**: 609- 612.
- Mondal, M. F. 1992. Sex identification of papaya at the seedling stage [in Bangladesh]. *Bangladesh Journal of Botany* **21**(2): 303.
- Mondal, M. F., *et al.* 1994. Callus culture and plantlet production in *Carica papaya* var. Honey Dew. *Plant Cell Reports* **13**: 390-393.
- Mondals, S. K. and Ghanta, P. K. 1993. Variability studies of some physical characters of fruit in papaya *Carica papaya* L. cultivars. *Environment and Ecology* **11**(1): 50-53.
- Moore, G. A. and Litz, R. E. 1984. Biochemical markers for *Carica papaya*, *C. cauliflora*, and plants from somatic embryos of their hybrid. *Journal American Society Horticultural Science* **109** (2): 213-218.
- Morshidi, M. 1998. Genetic control of isozymes in *Carica papaya* L. *Euphytica* **103**: 89-94.
- Muñoz, J. 1984. Lechosa. Serie Petróleo y Agricultura. *FURAGRI* **6**: 59-60.
- Muthukrishnan, C.R. and Irulappan, I. 1996. Papaya. In: *Fruits Tropical and Subtropical*. Bose and Mitra (Eds). Naya Prokash, 206 Bidhan Sarani, Calcuta. 304-335 pp.
- Nair, P. K. R. 1980. *Agroforestry Species, A Crop Sheets Manual*. Nairobi, Kenya, International Council For research in Agroforestry.
- Nakasone, H.Y. and Storey, W. B. 1955. Studies on the inheritance of fruiting height of *Carica papaya* L. *American Society for Horticultural Science*. p 168-182.
- Nakasone, H.Y. and Paull, R.E. 1998. *Tropical Fruits*. CAB International. New York, USA. p. 445. *Crop Production Science in Horticulture* 7.
- Nakhon P, S. 1992. Commercial micropropagation of tropical fruit trees. *Acta Horticulturae* **321**: 574-578.
- National Research Council. 1989. *Lost crops of the Incas: little known plants of the Andes with promise for worldwide cultivation*. National Academy Press, Washington, D.C.

Ollitrault, P., *et al.* 1992. Induction de cals embryogènes d'agrumes par culture d'ovules: détermination isoenzymatique de zygotyc tissulaire des embryos. *Fruits* **47**: 204-212.

Ochse, J. J. and Soule, J. E. 1961. Tropical and Subtropical Agriculture. New York, The Macmillan Co.

Orton, T.J. 1980. Haploid barley regenerated from callus cultures of *Hordeum vulgare* x *H. jubatum*. *Journal of Heredity* **71**: 280-282.

Palacio R, M. y Salgar, S .M. 1988. Rescate de embriones maduros del híbrido de *Carica papaya* L. por *Carica pubescens* Lenné et Koch. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Biología. Medellín, Universidad de Antioquia: 64.

Pang, S. Z. and Sanford, J. C. 1988. *Agrobacterium* - mediated gene transfer in papaya. *Journal American Society Horticultural Science* **113** (2): 287-291.

Parasnis, A.S., *et al.* 1999. Microsatelite GATAn reveals sex-specific differences in papaya. *Theoretical and Applied Genetic* **99**: 1047-1052.

Philippeau, G. 1992. Comment interpréter les résultats d'une analyse en composantes principales, *Cerealiers de France*.

Ponce Cabrera, J. L., *et al.* 1994. Desarrollo de métodos de transformación genética de la papaya *Carica papaya* L. Sociedad Mexicana de Bioquímica, XX Congreso nacional, Zacatecas, Universidad Autonoma de Zacatecas.

Ponce Cabrera, J. L., *et al.* 1995. Herbicide resistant transgenic papaya plants produced by an efficient particle bombardment transformation method. *Plan Cell Reports* **15**: 1-7.

Pospisil, S. and Hrachora, B. 1984. A contribution to the study the genus *Carica* from the point of view of breeding. I. *Carica papaya* - Floral biology and pollination. *Agricultura tropica et subtropica, Universitas agriculturae Praga* **17**: 95-105.

Prior, P., *et al.* 1985. Le deperissement bacteria du papayer aux Antilles Francaises. *Agronomie* **5** (10): 877-885.

Purseglove, J. W. 1968. Tropical crops - Dicotyledons 1. London, United Kingdom, Longman Group Limited.

Purcifil, D., *et al.* 1984. Papaya ringspot virus. In: CMI/AAB Description of plant viruses Nº. 292. Ferry Lane, Kew, Surrey, England. 9.

Quirós, C. F. 1991. Isoenzimas como marcadores genéticos para identificar híbridos en el cultivo de tejidos. Cultivo de Tejidos en la Agricultura. W. M. Roca and L. A. Mroginski. Cali, Colombia, CIAT No. **151**: 853-871.

Rant, V. 1981. Über eine Bakterienkrankheit bei dem Melonenbaume *Carica papaya* L. auf Java. Zentralbl. Bakteriol. Parasitenkd. Infektionskr. Hyg. **84**: 481-487.

Rajeevan, M. S. and Pandey, R. M. 1986. Lateral bud culture of papaya *Carica papaya* L. for clonal propagation. Plant Cell Tissue & Organ Culture **6**: 181- 188.

Ramcharan, C. 1994. Sustainable disease control methods for producing papaya in St Croix, USVI. Tropical Fruits Newsletter **10** (5)-6.

RAP-USAID 1996. World Market for Papaya. Rap market Information Bulletin <http://www.milcom./pap/mps/papaya> 12.

Reuveni, O., *et al.* 1990. *In vitro* clonal propagation of dioecious *carica papaya*. Plant Cell Tissue & Organ Culture **20**: 41-46.

Reyes S, C. 1994. El cultivo de la papaya y su mejoramiento. 1er. Seminario taller : El cultivo de la papaya, Monteria, Colombia, Comité Fruti-Hortícola de Córdoba, CORPOICA.

_____ 1997. Mejoramiento genético de la papaya *Carica papaya* L. por ciclos de selección y recombinación en poblaciones avanzadas de híbridos varietales. V. Congreso Sociedad Colombiana de Fitomejoramiento y Producción de Cultivos : Memorias La sostenibilidad y la competitividad en el desarrollo de los cultivos, Santa Marta, Colombia, Sociedad Colombiana de Fitomejoramiento y Producción de Cultivos.

_____ 1997. Perspectivas de la fruticultura en la Costa Atlántica. V. Congreso Sociedad Colombiana de Fitomejoramiento y Producción de Cultivos : Memorias La sostenibilidad y la competitividad en el desarrollo de los cultivos, Santa Marta, Colombia, Sociedad Colombiana de Fitomejoramiento y Producción de Cultivos.

_____ 1999. Trabajos de investigación en mejoramiento genético realizados en la especie papaya *Carica papaya* L.. Universidad Nacional de Colombia sede Medellín, Facultad de Ciencias Agropecuarias.

- Roy, G., *et al.* 1999. Comparative host range and serological studies of papaya ringspot potyvirus isolates. *Indian Phytopathology* **52** (1):14-17.
- Salazar, R. 1994. Variedades y tipos de papayo. En: MEMORIAS DEL CURSO REGIONAL DE ACTUALIZACIÓN EN FRUTAS TROPICALES. Espinal, Tolima. p.141.
- Samson, J. A. 1989. Tropical fruits. New York, Longman Scientific & Technical.
- Sanchez, D. y Martinez L, G. 1974a. El virus de la mancha de anillo de la papaya. Resumen en I congreso Asociación Colombiana de Fitopatología y Ciencias Afines. Palmira Colombia. 28.
- _____ 1974b. Algunas observaciones sobre el virus de la mancha anular de la papaya en Colombia. *Noticias Fitopatológicas* **5** (2): 62-73.
- _____ 1977. Identificación de plantas hospedantes del virus de la mancha anular de la papaya. *Fitopatología Colombia* **6**: 112-121.
- Sarmiento G, E. 1989. Frutas en Colombia. Bogotá, Ediciones Cultural Colombiana.
- Sawant, A. C. 1958. Crossing relationships in the genus *Carica*. *Evolution* **12**: 263-266.
- Schmidt H, H. and Pennacchioti, M. I. 1973. Table of Chemical Composition of Chilean Foods. Santiago.
- Sharma, N. K. and Skidmore, D. I. 1988. *In vitro* expression of partial resistance to *Phytophthora palmivora* by shoot cultures of papaya. *Euphytica* **14**: 187-196.
- Sharon, D., *et al.* 1992. Application of ADN fingerprints for identification and genetic analysis of *Carica papaya* y other *Carica* species. *Euphytica* **62**: 119-126.
- Smith, N. J., *et al.* 1992. Tropical Forest and Their Crops. Ithaca, N Y, Cornell University.
- Sondur, N. S., *et al.* 1996. Genetics of growth rate and florering time in papaya *Carica papaya* L.. *Journal of Quantitative Trait Loci* **1**: 4.
- _____ 1996. A genetic linkage map of papaya based on randomly amplified polymorphic DNA markers. *Theoretical and Applied Genetics* **93**: 547-553.

Somsri, S., *et al.* 1998. Developing molecular markers for sex prediction in papaya *Carica papaya* L.. Proc. Int. Symp. Biotechnology Tropical & Subtropical Species. Acta Horticulturae **461**: 141- 148.

Stiles, J. I., *et al.* 1993. Using randomly amplified polymorphic DNA for evaluating genetic relationships among papaya cultivars. Theoretical and Applied Genetics **85** (6)-7: 697-701.

Storey, W. B. 1938. Segregation of sex types in solo papaya and their application to the selection of seed. American Society Horticultural Science **35**: 83-85.

Story, G. E. and Halliwell, R. S. 1969. Identification of distortion ringspot virus disease of papaya in the Dominican Republic. Plant Disease Report **53**: 757-760.

Subhadrabandhu, S. 1985. Relationship between endogenous substances and sex expression in papaya *Carica papaya* L.. Kasetsart Univ. Faculty of Agriculture. Dept. of Horticulture.

Tan, S. C. and Weinheimer, E. A. 1976. The isoenzyme patterns of developing fruit and leaf of papaya *Carica papaya* L.. Sains. Malaysiana **5**: 7-14.

Tanksley, S. L. and Jones, R. A. 1981. Application of alcohol dehydrogenase allozymes in testing the genetic purity of F1 hybrids of tomato. HortScience **16**: 179-181.

Tennant, P. F., *et al.* 1994. Differential protection against papaya ringspot virus isolates in coat protein transgenic papaya and classical cross-protected papaya. The American Phytopathological Society **84** (11): 1359-1366.

Torres M, R. 1982. El cultivo de la papaya *Carica* spp.. Fruticultura tropical, Palmira, Colombia, Federación Nacional de Cafeteros de Colombia.

Torres, M. R. y Rios C. D. 1967. Bases para un programa de mejoramiento de *Carica papaya* en Colombia. Agronomía Tropical **17** (4): 353-359.

Trujillo, E.E, and M.N. Schroth. 1982. Two bacterial diseases of papaya trees caused by *Erwinia* species in the Northern Mariana Islands. Plant Disease **66**: 116-128.

Tsay, H. S. and Su, C. Y. 1985. Anther culture of papaya *Carica papaya* L.. Plant Cell Reports **4**: 28-30.

Vanel, F. 1997. Contribution de l'hybridation somatique à l'amélioration des cultivars triploïdes d'agrumes. Guadeloupe-France, CIRAD FLHOR.

- Vega de Rojas, R. and Kitto, S. 1988, October 23-26. Regeneration of *Carica pentagona* Babaco. New Crops: Research, Development, Economics, Indianapolis, Indiana, American Society for Horticultural Science, American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, The Society for Economics Botany.
- Villacis, L. F., *et al.* 1998. Morphological characterization of Andean Passifloras *Passiflora* spp from Ecuador. Plant Genetic Resources Newsletter **115**: 51-55.
- Webb, R.R. 1985. Epidemiology and control of bacterial canker of papaya caused by an *Erwinia* sp. on St. Croix, U.S. Virgin Island. Plant Disease **69** (4):305-309.
- Wendel, J.F. and Parks, C.R. 1983. Cultivar identification in *Camellia japonica* L. using allozyme polymorphism. Journal American Society Horticultural Science **108** (2): 290-295.
- Wenkan, N. S. and Miller, C. D. 1965. Composition of Hawaii fruits. Hawaii Agric. Exp. Stn. Bull. **135**.
- Wetter, L. R. 1977. Isoenzyme patterns in soybean - Nicotianum somatic hybrid cell lines. Molecular Gen Genetic **150**: 231-235.
- Wong, H. L., *et al.* 1978. Preliminary study on papaya ringspot virus in Taiwan plant prot. Bull **20**: 133-140.
- Yang, J. S., *et al.* 1996. Transgenic papaya plants from *Agrobacterium*-mediated transformation of petioles of *in vitro* propagated multishoots. Plant Cell Reports **15**: 459-464.
- Yeh, S. D. and Gonsalves, D. 1984. Evaluation of induced mutants of papaya ringspot virus for control by cross protection. The American Phytopathological Society **74** (9): 1086-1091.

ANEXOS

Anexo A. Lista de reactivos para la evaluación electroforética de cada isoenzima evaluada

<u>ADH: Alcohol deshidrogenasa</u>		<u>PGM: Fosfoglucomutasa</u>	
Ethanol	1 ml	Glucosa 1P	50 mg
NAD	1 ml	NADP	1 ml
NBT	1 ml	MgCl ₂ 0.4 M	1 ml
PMS	1 ml	MTT	1 ml
Tris Hcl pH 8.5	10 ml	PMS	1 ml
H ₂ O (aforar)	50 ml	G6PDH	5 µl
		Tris Hcl pH 8.5	25 ml
		H ₂ O (aforar)	50 ml
<u>MDH: Malato deshidrogenasa</u>		<u>PRX: Peroxidasas</u>	
Na-Malato pH 7	5 ml	Gaíacol	0.5 ml
NAD	1 ml	Malato 0.5 pH 5	10 ml
NBT	1 ml	H ₂ O (aforar)	50 ml
PMS	1 ml	Incubar ¼ de hora	
Tris Hcl pH 8.5	10 ml	Ajustar 2 gotas de H ₂ O ₂ al 3.5%	
H ₂ O (aforar)	50 ml		
<u>IDH: Isocitrato deshidrogenasa</u>		<u>SOD: Superoxidato dismutasa</u>	
Acido citrico	100 mg	NAD	1 ml
NADP	1 ml	NBT	1 ml
MgCl ₂ 0.4 M	1 ml	PMS	1 ml
NBT	1 ml	Tris Hcl pH 8.5	10 ml
PMS	1 ml	H ₂ O (aforar)	50 ml
Tris Hcl pH 8.5	10 ml		
H ₂ O (aforar)	50 ml		
<u>SkDH: Shikimato deshidrogenasa</u>		<u>EST: Esterasas</u>	
Acido shikimico	100 mg	α-Naphthil acetato	50 mg
NADP	1 ml	β-Naphthil acetato	20 mg
MgCl ₂ 0.4 M	1 ml	Acetona	1 ml
NBT	1 ml	Tris Hcl pH 7.2	10 ml
PMS	1 ml	H ₂ O (aforar)	50 ml
Tris Hcl pH 8.5	10 ml	Incubar ½ hora	
H ₂ O (aforar)	50 ml	Tris Hcl pH 7.2	10 ml
		Fast blue RR	50 mg
		H ₂ O (aforar)	50 ml
<u>PGI: Fosfoglucosa isomerasa</u>		<u>LAP: Leucin amino peptidasas</u>	
Fructosa 6P	50 mg	L. Lucyl B naphthylamida	1 ml
NADP	1 ml	Fast garnet	25 ml
MgCl ₂ 0.4 M	1 ml	Tris-Malato pH 5.4	25 ml
NBT	1 ml	H ₂ O (aforar)	50 ml
PMS	1 ml		
G6PDH	5 pi		
Tris Hcl pH 8.5	25 ml		
H ₂ O (aforar)	50 ml		

Anexo B. Tabla de soluciones para la electroforesis isoenzimática

1. Soluciones Buffer		2. Colorantes		3. Cofactores		4. Sustratos	
Buffer tris citrato pH 7		NBT Nitro blue tetrazolium	100 Mg	NAD (B nicotianamida adenina dinucleotido)		Na-Malato pH 7 0,1M	6,7 g
Tris	16,35 g	H ₂ O	10 ml	NAD	100 mg	DL acido malico	
Acido citrico monohidratado	9,04 g			H ₂ O	10 ml	Ajustar con NaOH 10N	50 ml
H ₂ O	11,0 ml					H ₂ O	
Buffer tris HCl pH 7,2 0,2M		PMS		NADP (B nicotianamida adenina dinucleotido fosfato)		L. Leucyl B nafthilamida	250 mg
Tris	24,2 g	Fenazina	10 mg	NADP	100 mg	L. Leucyl B nafthilamida	1 ml
H ₂ O	11,0 ml	metasulfato	10 ml	H ₂ O	10 ml	Dimetilformamida	100 ml
Buffer tris HCl pH 8,5 0,5M		Azul de bromofenol		MgCl ₂ 0,4M (H ₂ O) ₆			
Tris	60,5 g	Bromofenol	10 mg	MgCl ₂	8,12 g		
H ₂ O	11,0 ml	H ₂ O	10 ml	H ₂ O	100 ml		
Buffer tris malato pH 5,4							
Tris	12,1 g						
Acido maleico anhidro	11,6 g						
H ₂ O	11,0 ml						
Buffer acetato pH 5 0,5M							
Acido acético glacial	8,5 ml						
Acetato de sodio	28,86 g						
H ₂ O	11,0 ml						

Anexo C. Tabla de accesiones hembra con parte de las características del fruto

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
ATG1	27	2,35	3	1,5	2,34	13,68	1,35	83,8	68	74	7,1	6,5	1,32	21	14,06	9,25	85,86	3
BBD11	28	2,5	4,3	1,6	3,55	16,71	1,02	71,3	50	56	4	4,8	0,72	14,4	10	7,05	61,11	4
BBD5	33	3,16	3,4	1	2,61	13,76	0,98	70	59	61	4	3,2	0,89	16,2	12,6	8,83	68,56	3
BBD6	36	1,1	3	4,6	2,31	11,53	1,21	73,6	56,1	56,8	3,6	4,5	1,2	13,33	14,1	9,43	67,07	3,4
BBD7	31	1,8	2,9	2,2	2,1	14,57	0,96	74,6	62,3	64,1	3	4,6	0,79	16,33	10,53	7,53	67	2,5
CAPE5	43	2,5	2,9	2,7	3,04	13,05	2,06	81,2	63,3	64,5	2	3	0,66	12,63	10,06	6,23	86,82	3
CUBA	11	3,6	3,2	1,66	1,33	10,66	0,46	78	63	79	6,5	4,8	2,4	23,56	15,53	9,16	58,06	3
DESHAIES	34	3,1	3	2,5	3,82	20,91	3,27	95,7	79,3	80,1	3	5,8	0,63	10,86	13	9	85,72	4,1
G101	44	1,65	4,3	2,68	2,55	19,28	1,56	81,5	70,4	76,2	5,5	3,4	0,66	11,16	13,36	10,83	88,16	4,3
G104	34	2,05	4,5	0,66	2,38	14,14	1,07	91,2	71,3	82,5	6,8	6,4	0,37	10,9	10,03	7,1	76,72	4
G2	29	0,8	4,5	2	2,29	12,44	0,94	86,3	87,9	81,3	3,5	8,7	2,65	18,3	17	12,5	65,54	5
G3	26	3,55	3,2	2,2	2,88	14,98	1,28	80,3	67,2	72,7	4	2,6	0,52	13,1	10,4	7,33	76,66	5,1
G69	31	2,3	4,9	3,44	2,71	18,14	0,91	81,3	65,1	65,3	5,2	3,1	0,73	15,36	12,7	9,46	78,63	3,1
G72	35	1,9	3,5	2,4	2,03	10,46	1,25	88,3	73,1	68,5	3,2	3,1	0,25	10,8	7,98	5,56	81,63	5,7
G72xG72	27	1,4	4,3	3,8	2,18	12,18	0,92	67,7	70,3	73,1	4	3,1	0,48	14,66	9	6,6	74,41	5
GND11	28	2,05	3,2	3,12	2,10	13,23	1,08	66,9	82,3	84,7	3	5,8	0,133	9,2	6,73	7,53	78,39	5
GND2	38	3,95	10,1	1	3,12	14,45	1,19	60,5	63	60	3	13,4	1,92	23,73	16,4	11,2	67,26	2,5
GND5	58	1	3,8	2,6	2,16	15,18	1,47	64,5	70,4	63,6	3,6	5,9	0,8	16	10,85	4,1	84,95	4,7
MTQ1	23	3,5	6,3	1,8	2,2	13,82	0,7	63	91,4	98	10,5	12,1	3,5	28,73	19,7	9,66	67,32	4,5
MTQ2	39	3,15	9,2	1,12	2,89	15,17	1,33	76,5	68	77	4,6	6,1	1,02	18,03	13,96	13,53	75,07	2,8
SCR1	20	2,3	4,1	3,37	1,07	7,35	0,481	66,2	65,4	64	4	4,4	0,24	11,03	6,93	5,6	74,66	5,4
TND4	50	0,7	6,6	2,1	2,28	11,77	1,27	105,3	92,1	101,3	4,2	6,3	0,76	16,4	11,9	9,1	62,17	3,5
VL11	24	1,2	4,3	1,6	2,46	10,56	0,94	89,6	79	80	5	9,7	1,84	20,3	15,7	12,33	71,39	4,2
VL15	16	5,55	10,6	2,33	2,49	13,72	0,79	99	86	84	4,6	20,6	1,73	22,5	14,76	11,1	70,76	7
VL18	33	2,5	6,8	2,8	2,91	16,94	1,12	63,2	71,5	68,8	5	6,2	2,5	27,7	16	11,86	68,13	6
VL19	22	1,1	7,8	2,1	2,0	12,19	0,75	79,7	85,1	89,2	4,8	8,3	3,74	39,1	16,63	11,96	61,87	5
VL20	39	2,4	9,2	2,1	2,84	16,13	1,29	93,1	73,4	64,3	4,3	7,8	0,334	7,2	9,2	4,56	58,44	5,6
VL4	27	1,6	4,1	2,55	1,97	14,8	0,77	88	89	81	4	5,4	2,47	25,86	17,13	11,4	68,41	5,1
VL5	33	2,25	3,7	2,94	1,655	13,19	0,73	92,6	77,1	82,8	4,8	2,8	0,626	14,33	11,9	8,36	75,07	5

1. Número de nudos a la primera flor
2. Longitud entrenudos
3. Longitud del pedunculo floral
4. Índice longitud/diámetro de la flor
5. Altura de la planta
6. Diámetro del tronco
7. Altura al primer fruto
8. Longitud del peciolo
9. Longitud de la hoja
10. Ancho de la hoja
11. Número de flores por inflorescencia
12. Longitud del pedunculo del fruto
13. Peso del fruto
14. Longitud del fruto
15. Diámetro del fruto
16. Diámetro de la cavidad seminal
17. Dureza de la pulpa
18. Longitud de la flor

Anexo D. Tabla de datos de las accesiones hembras todas las características del fruto

	1	2	3	4	6	7	8	9	10	11	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
ATG1	27	2.35	3	1.5	2.34	13.68	1.35	83.8	68	74	7.1	6.5	1.32	21	14.06	9.25	85.86	150.2	7.4	3
BBD11	28	2.5	4.3	1.6	3.55	16.71	1.02	71.3	50	56	4	4.8	0.72	14.4	10	7.05	61.11	114.4	9.15	4
BBD5	33	3.16	3.4	1	2.61	13.76	0.98	70	59	61	4	3.2	0.89	16.2	12.6	8.83	68.56	223.6	6.6	3
BBD6	36	1.1	3	4.6	2,315	11,535	1.21	73.6	56.1	56.8	3.6	4.5	1.2	13.33	14.1	9.43	67.07	124.2	5.66	3.4
BBD7	31	1.8	2.9	2.2	2.1	14.57	0.96	74.6	62.3	64.1	3	4.6	0.79	16.33	10.53	7.53	67	35.3	8.85	2.5
CAPE5	43	2.5	2.9	2.7	3.04	13.05	2.06	81.2	63.3	64.5	2	3	0.66	12.63	10.06	6.23	86.82	74.45	12.8	3
CUBA	11	3.6	3.2	1.66	1.33	10.66	0.46	78	63	79	6.5	4.8	2.4	23.56	15.53	9.16	58.06	209.1	7.66	3
DESHAIES	34	3.1	3	2.5	3.82	20.91	3.27	95.7	79.3	80.1	3	5.8	0.63	10.86	13	9	85.72	98.76	11.8	4.1
G101	44	1.65	4.3	2.68	2,555	19,285	1.56	81.5	70.4	76.2	5.5	3.4	0.66	11.16	13.36	10.83	88.16	65.56	4.76	4.3
G104	34	2.05	4.5	0.66	2,385	14.14	1.07	91.2	71.3	82.5	6.8	6.4	0.37	10.9	10.03	7.1	76.72	62.6	5.03	4
G2	29	0.8	4.5	2	2.29	12.44	0.94	86.3	87.9	81.3	3.5	8.7	2.65	18.3	17	12.5	65.54	223.7	7.8	5
G3	26	3.55	3.2	2.2	2.88	14,985	1.28	80.3	67.2	72.7	4	2.6	0.52	13.1	10.4	7.33	76.66	75.8	4.7	5.1
G68	31	2.3	4.9	3.44	2.71	18.14	0.91	81.3	65.1	65.3	5.2	3.1	0.73	15.36	12.7	9.46	78.63	89.86	8.6	3.1
G72xG72	27	1.4	4.3	3.8	2.18	12,185	0.92	67.7	70.3	73.1	4	3.1	0.48	14.66	9	6.6	74.41	64.9	4.75	5
GND2	38	3.95	10.1	1	3.12	14.45	1.19	60.5	63	60	3	13.4	1.92	23.73	16.4	11.2	67.26	121	5.7	2.5
MTQ1	23	3.5	6.3	1.8	2.2	13,825	0.7	63	91.4	98	10.5	12.1	3.5	28.73	19.7	9.66	67.32	110.5	6.56	4.5
MTQ2	39	3.15	9.2	1.12	2,895	15,175	1.33	76.5	68	77	4.6	6.1	1.02	18.03	13.96	13.53	75.07	106.8	8.26	2.8
VL11	24	1.2	4.3	1.6	2.46	10.56	0.94	89.6	79	80	5	9.7	1.84	20.3	15.7	12.33	71.39	113.6	6.8	4.2
VL15	16	5.55	10.6	2.33	2.49	13,725	0.79	99	86	84	4.6	20.6	1.73	22.5	14.76	11.1	70.76	121.5	10.23	7
VL18	33	2.5	6.8	2.8	2,915	16,945	1.12	63.2	71.5	68.8	5	6.2	2.5	27.7	16	11.86	68.13	159.8	6.9	6
VL19	22	1.1	7.8	2.1	2	12.19	0.75	79.7	85.1	89.2	4.8	8.3	3.74	39.1	16.63	11.96	61.87	208	5.4	5
VL4	27	1.6	4.1	2.55	1.97	14.8	0.77	88	89	81	4	5.4	2.47	25.86	17.13	11.4	68.41	129	6.3	5.1
VL5	33	2.25	3.7	2.94	1,655	13.19	0.73	92.6	77.1	82.8	4.8	2.8	0.626	14.33	11.9	8.36	75.07	60.4	5.4	5

- | | | | |
|----------------------------------------|-----------------------------------------|------------------------------------|----------------------|
| 1. Número de nudos a primera flor | 7. Altura al primer fruto | 13. Peso del fruto | 19. Grados Brix |
| 2. Longitud entrenudos | 8. Longitud del peciolo | 14. Longitud del fruto | 20. Largo de la flor |
| 3. Longitud del pedúnculo floral | 9. Longitud de la hoja | 15. Diámetro del fruto | |
| 4. Índice longitud/diámetro de la flor | 10. Ancho de la hoja | 16. Diámetro de la cavidad seminal | |
| 5. Altura de la planta | 11. Número de flores por inflorescencia | 17. Dureza de la pulpa | |
| 6. Diámetro del tronco | 12. Longitud del pedúnculo del fruto | 18. Peso de la semilla | |

Anexo E. Tabla de datos de accesiones hembras y machos

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
BBD5	33	44	2,3	62	3,4	7,3	1	3	2,2	2,61	13,76	1,75	0,96	70	67	59	62,5	61
BBD6	36	47	1,1	92	3	7,4	4,6	3,4	3,7	2,31	11,53	1,31	1,21	73,6	85,3	56,1	70	56,8
DESHAIES	34	59	3,1	102,6	3	2,4	6,7	4	3,3	3,81	20,9	3,26	1,18	95,7	97,7	79,3	74,1	80,1
DESHAIES	34	59	3,1	102,7	3	2,5	6,8	4,1	3,4	3,82	20,91	3,27	1,19	95,7	97,7	79,3	74,1	80,1
G101	44	57	1,65	98,4	4,3	2,68	6,75	4,3	2,7	3,17	19,28	1,56	1,28	81,5	66	70,4	59	76,2
G104	34	55	2,04	58,2	4,4	7,4	0,65	4	3	2,38	14,13	1,66	1,06	91,2	87,1	71,3	66,4	82,5
G104	34	55	2,05	56,3	4,5	7,5	0,66	4	3	2,38	14,14	1,67	1,07	91,2	87,1	71,3	66,4	82,5
G3	26	40	3,55	85	3,2	6	2,2	5,1	3,6	2,88	14,98	1,87	1,28	80,3	81,1	67,2	67,6	72,7
G72	35	39	1,8	22,7	3,4	10,32	2,3	5,6	3	2,03	10,46	1,28	1,24	88,3	58,1	73,1	53,2	68,5
G72	35	39	1,8	22,7	3,4	10,32	2,3	5,6	3	2,03	10,46	1,29	1,25	88,3	58,1	73,1	53,2	68,5
G72xG72	27	43	1,4	50	4,3	8,24	3,8	5	3,3	2,18	12,18	1,46	0,92	67,7	76,4	70,3	56,2	73,1
GND11	28	45	2,05	73,8	3,2	3,12	8,25	5	3,3	2,10	13,23	1,08	1,66	66,9	68,7	82,3	70,2	84,7
GND2	38	26	3,94	86,5	10	8	1,1	2,4	2,4	3,11	14,44	1,66	1,18	60,5	73,5	63	61	60
GND2	38	26	3,95	86,6	10,1	8	1	2,5	2,5	3,12	14,45	1,67	1,19	60,5	73,5	63	61	60
MTQ1	23	31	3,5	124,1	6,3	10,66	1,8	4,5	3,2	2,2	13,82	1,76	0,7	63	73	91,4	80,6	98
MTQ1	23	31	3,6	124,2	6,4	10,67	1,9	4,6	3,3	2,3	13,82	1,77	0,8	63	73	91,4	80,6	98
MTQ2	39	40	3,15	84	9,2	10	1,12	2,8	3	2,89	15,27	1,98	1,33	76,5	67	68	56	77
SCR1	20	26	2,2	30,8	4	2,42	3,36	5,3	3,8	1,07	7,34	0,67	0,48	66,2	46,3	65,4	57,1	64
SCR1	20	26	2,3	30,9	4,1	2,43	3,37	5,4	3,9	1,07	7,35	0,67	0,48	66,2	46,3	65,4	57,1	64
VL15	16	41	5,54	48,2	10,5	6	2,32	7	3	2,47	12,72	1,83	0,79	99	84	86	64	84
VL15	16	41	5,55	48,3	10,6	6	2,33	7	3	2,48	13,72	1,84	0,79	99	84	86	64	84
VL18	33	34	2,5	102	6,8	7,2	2,8	6	3,6	2,91	16,94	1,41	1,12	63,2	65	71,5	69,3	68,8
VL20	39	39	2,4	81,3	9,2	11	2,1	4,2	3,3	2,84	16,94	1,67	1,29	93,1	83,3	73,4	67,4	64,3
VL5	33	21	2,25	86	3,7	8,25	2,94	5	3,3	1,65	13,19	0,69	0,73	92,6	83,1	77,1	71	82,8

	19	20	21	22	23	24	25	26	27
BBD5	63,3	4	185,3	3,2	0,89	16,2	12,6	8,83	68,56
BBD6	73,1	3,6	374,8	4,5	1,2	13,33	14,1	9,43	67,07
DESHAIES	75,3	3	176,2	5,7	0,62	10,85	13	9	85,71
DESHAIES	75,3	3	176,3	5,8	0,63	10,86	13	9	85,72
G101	65	5,5	315	3,4	0,66	11,16	13,36	10,83	88,16
G104	67,3	6,7	168	6,3	0,36	10,8	10,02	7	76,71
G104	67,3	6,8	168	6,4	0,37	10,9	10,03	7,1	76,72
G3	75,2	4	311,2	2,6	0,52	13,1	10,4	7,33	76,66
G72	56,5	3,1	153,8	3	0,24	10,7	7,97	5,55	81,62
G72	56,5	3,2	153,9	3,1	0,25	10,8	7,98	5,56	81,63
G72xG72	56,9	4	199,3	3,1	0,48	14,66	9	6,6	74,41
GND11	88	3	303,2	5,8	0,133	9,2	6,73	7,53	78,39
GND2	73	3	185,5	13,3	1,91	23,72	16,3	11,1	67,25
GND2	73	3	185,6	13,4	1,92	23,73	16,4	11,2	67,26
MTQ1	82,8	10,5	520,9	12,1	3,5	28,73	19,7	9,66	67,31
MTQ1	82,8	10,6	520,1	12,2	3,6	28,74	19,8	9,67	67,32
MTQ2	60	4,6	190,6	6,1	1,02	18,03	13,96	13,53	75,07
SCR1	56,5	4	79	4,3	0,23	11,02	6,92	5,5	74,75
SCR1	56,5	4	79	4,4	0,24	11,03	6,93	5,6	74,76
VL15	63	4,5	188,3	20,5	1,72	22,4	14,75	11	70,75
VL15	63	4,6	188,4	20,6	1,73	22,5	14,76	11,1	70,76
VL18	71,2	5	246,2	6,2	2,5	27,7	16	11,86	68,13
VL20	72,3	4,3	341,2	7,8	0,33	7,2	9,2	4,56	58,44
VL5	72	4,8	486,6	2,8	0,62	14,33	11,9	8,36	75,07

1. Número de nudos a primera flor (Hembra)
2. Número de nudos a primera flor (Macho)
3. Longitud entrenudos (promedio H y M)
4. Longitud del pedunculo de la flor (Macho)
5. Longitud del pedunculo de la flor (Hembra)
6. Indice longitud/diámetro flor (Macho)
7. Indice longitud/diámetro flor (Hembra)
8. Longitud de flor (Hembra)
9. Longitud de flor (Macho)
10. Altura de la planta (promedio H y M)
11. Diámetro del tronco (promedio H y M)
12. Altura a la primera flor Hembra)
13. Altura a la primera flor (Macho)
14. Longitud del peciolo (Hembra)
15. Longitud del peciolo (Macho)
16. Longitud de la hoja (Hembra)
17. Longitud de la hoja (Macho)
18. Ancho de la hoja (Hembra)
19. Ancho de la hoja (Macho)
20. Número de flores por inflorescencia (Hembra)
21. Número de flores por inflorescencia (Macho)
22. Longitud del pedunculo del fruto
23. Peso del fruto
24. Longitud del fruto
25. Diámetro del fruto

Anexo F. Tabla de datos de accesiones hembras y hermafroditas

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
BBD11	1,02	82,3	4,8	6,6	0,72	0,98	14,4	20,03	10	10,33	7,05	4,3	61,11	63,15	114,4	44,13	9,15	10,76
BBD6	1,21	80	4,5	12,2	1,2	1,18	13,33	19,66	14,1	11,36	9,43	7,4	67,07	63,77	124,16	128,96	5,66	10,93
BBD7	96,3	90,6	4,6	4,3	0,79	1,33	16,33	22,56	10,53	10,33	7,53	4,66	67	69,53	35,3	74,45	8,85	6,46
CAPE5	2,06	1,05	3	2,9	0,66	0,2	12,63	11,63	10,06	6,2	6,23	3,5	86,82	88,91	74,45	26,56	12,8	13,3
CUBA	46,2	48,6	4,8	5,1	2,4	2,42	23,56	27,6	15,53	13,73	9,16	6,83	58,06	57,04	209,1	131,33	7,66	8,56
G2	94,3	2,18	8,7	13,4	2,65	1,814	18,3	24,4	17	13,76	12,5	7,93	65,54	73,92	223,7	64,7	7,8	5,3
G67	91,1	1,1	3,1	3,6	0,73	0,42	15,36	17,5	12,7	6,96	9,46	4,3	78,63	58,09	89,86	130,33	8,6	8,15
VL19	75,2	1,14	8,3	8,9	3,74	2,58	39,1	41,06	16,63	12,16	11,96	11,83	61,87	63,52	207,96	105,2	5,4	5,75
VL20	1,03	1,49	4,6	3,5	0,12	0,44	6,36	17,66	6,5	25,86	4,23	4,66	84,79	72,31	18,9	68,3	5,36	5,1
VL4	77,7	1,25	5,4	10,6	2,47	1,766	25,86	28,73	17,13	12,2	11,4	6,93	68,41	72,76	128,95	35,5	6,3	4,6

1. Altura al primer fruto (Hembra)
2. Altura al primer fruto (Hermafrodita)
3. Longitud del pedúnculo del fruto (Hembra)
4. Longitud del pedúnculo del fruto (Hermafrodita)
5. Peso del fruto (Hembra)
6. Peso del fruto (Hermafrodita)
7. Longitud del fruto (Hembra)
8. Longitud del fruto (Hermafrodita)
9. Diámetro del fruto (Hembra)
10. Diámetro del fruto (Hermafrodita)

11. Diámetro de la cavidad seminal (Hembra)
12. Diámetro de la cavidad seminal (Hermafrodita)
13. Dureza de la pulpa (Hembra)
14. Dureza de la pulpa (Hermafrodita)
15. Peso de las semillas (Hembra)
16. Peso de las semillas (Hermafrodita)
17. Sólidos solubles °Brix (Hembra)
18. Sólidos solubles °Brix (Hermafrodita)

Anexo G. Tabla de datos de para la construcción del árbol radial de las accesiones hembras con parte de las características del fruto

	Componente 1	Componente 2	Componente 3	Componente 4	Componente 5	Componente 6	Componente 7
ATG1	0,165843403	0,376244411	0,132670943	-1,11857594	0,583224589	0,997708255	1,489011807
BBD11	-0,48083518	0,273123216	-1,37879798	0,346000936	0,717250507	1,027892515	-0,99691058
BBD5	-0,21553677	-0,15326935	-0,97418791	-0,26107248	0,43796055	1,627911923	-0,2431195
BBD6	0,60444823	-0,37323913	-1,19894079	-1,13872534	-0,53329026	-0,67223345	-1,64373152
BBD7	-0,21383422	-0,55392786	-0,64641929	-0,65335186	-0,15308528	0,977001386	-0,82938519
CAPE5	-0,69344385	1,071570478	-0,27562498	-0,84365386	-0,26226673	0,224292649	-0,73777586
CUBA	0,698668189	-1,77443484	-0,17821881	-1,01284635	1,766835556	1,382404389	0,358994041
DESHAIES	0,02017309	3,248862685	1,417054561	-0,99201817	0,937660441	-0,37462363	-0,61428813
G101	0,004000857	1,54407865	0,041927608	-0,77584409	-0,75900376	-0,40077159	1,028157593
G104	-1,30657801	-0,16359255	0,95529162	0,159909705	-0,04752005	1,541373594	1,487481611
G2	1,349923028	-0,51380964	1,093072036	-0,14381694	-0,65095547	-0,24115118	-1,06807251
G3	-0,74096013	0,508307341	-0,01308345	-0,48585716	1,344388546	-0,23655358	-0,02628943
G69	0,173317141	0,738773988	-0,64687444	-0,82453483	0,272299384	-0,14241486	0,024624798
G72	-1,49123815	-0,52021568	0,528642088	-0,25558251	-0,10908899	-0,62325921	-0,19697492
G72xG72	-0,57566875	-0,62020938	-0,660186	-0,47554029	-0,23777435	-1,38452389	-0,04789207
GND11	-1,05048827	-0,2883335	0,212292319	-0,3077409	0,013664054	-1,28837683	0,271595947
GND2	0,764627652	0,568463903	-1,71594587	2,169231204	-0,1536742	1,319265645	-0,66494556
GND5	-0,90309255	0,500157761	-1,29593589	0,445416828	-2,51359368	-0,86540195	1,185184486
MTQ1	1,400548346	-0,23650608	-0,24446693	0,693126718	0,230453934	-0,24396979	3,530991934
MTQ2	0,362499998	0,761847197	-0,14864447	0,844174809	-0,28940504	1,492611406	0,015975066
SCR1	-1,46621432	-2,04398798	-0,87416853	-0,26894752	0,663286043	-1,20826614	0,085908724
TND4	-0,31508602	-0,65737461	2,470234759	0,61842298	-2,27850295	1,102382281	-0,44674033
VL11	0,892795394	-0,57853287	1,077691435	-0,37262521	0,1117957	0,591173043	-0,50115012
VL15	0,033884605	0,150142896	1,251068114	2,685251626	2,571407558	-1,48018652	-0,29598045
VL18	1,472048344	0,734103686	-1,34442955	0,615455737	-0,25093854	-1,43521718	0,032488839
VL19	2,185406538	-1,00553124	0,374188112	0,428625889	-0,74908558	-0,52732001	-0,29303681
VL20	-1,63003464	-0,01642164	0,285557579	2,208093714	-0,45670698	0,082543829	-0,69973623
VL4	1,465052477	-0,34509971	0,83804473	-0,60308245	-0,23545589	-0,77101816	-0,49261512
VL5	-0,5102264	-0,63119015	0,918188981	-0,67989423	0,030120877	-0,47127295	0,288229485

Anexo H. Tabla de datos de los descriptores cualitativos para la construcción del árbol radial de las accesiones hembras con parte de las características del fruto cualitativos

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
ATG1	1	6	2	4	2	1	3	3	7	2
BBD11	2	6	2	4	2	1	3	3	5	2
BBD11	2	4	2	4	2	1	3	3	5	2
BBD5	2	6	2	3	2	2	3	5	5	2
BBD5	2	4	2	3	2	2	3	5	5	2
BBD6	2	6	2	4	2	2	3	5	5	2
BBD6	2	6	3	4	2	2	3	5	5	2
BBD7	2	6	2	4	1	1	3	3	3	2
CAPE5	2	4	2	4	1	2	3	3	3	2
CUBA	2	6	2	4	2	1	5	3	3	1
DESHAIES	2	4	3	4	2	1	3	3	5	1
DESHAIES	2	1	3	4	2	1	3	3	5	1
G101	2	6	3	4	2	1	3	7	7	1
G101	2	4	3	3	2	1	3	7	7	1
G104	2	4	3	4	2	2	3	3	5	1
G104	1	4	3	4	2	2	3	3	5	1
G2	2	6	2	4	2	2	3	3	3	2
G2	1	6	2	4	2	2	3	3	3	2
G3	2	6	3	4	2	1	3	5	3	1
G69	2	6	3	4	2	1	3	5	5	2
G72	3	4	2	4	2	2	3	3	3	1
G72	2	4	3	4	2	2	3	3	3	1
G72xG72	2	4	3	4	1	2	3	3	3	1
GND11	1	4	3	3	2	1	3	5	5	1
GND11	1	4	2	2	2	1	3	5	5	1
GND2	5	1	2	4	2	2	3	5	7	2
GND2	5	4	2	4	2	2	3	5	7	2
GND5	1	6	1	4	1	2	3	3	3	1

MTQ1	1	6	3	4	2	1	3	5	7	2
MTQ1	1	4	3	4	2	1	3	5	7	2
MTQ2	1	6	3	4	2	1	3	7	5	2
SCR1	5	6	2	3	1	1	3	5	5	2
SCR1	2	6	2	3	1	1	3	5	5	2
TND4	2	6	3	3	2	2	3	5	5	2
VL11	5	6	1	4	2	1	3	5	5	2
VL11	2	6	2	4	2	1	3	5	5	2
VL15	1	1	2	4	2	1	3	5	3	1
VL15	2	4	2	4	2	1	3	5	3	1
VL18	2	6	2	4	2	2	5	5	3	2
VL19	2	6	2	4	2	1	3	5	7	1
VL20	2	6	3	4	2	2	3	3	3	1
VL20	1	6	3	4	2	2	3	3	3	1
VL4	1	4	2	4	2	1	3	5	5	2
VL4	5	4	2	3	2	1	3	5	5	2
VL5	2	4	3	4	2	2	3	5	3	1

1. Color del peciolo de la hoja
2. Forma de la hoja
3. Color de la flor
4. Forma de la unión peciolar
5. Uniformidad de la distribución del fruto
6. Forma de la unión peduncular
7. Tamaño de la cicatriz estigmal
8. Textura de la cascara del fruto
9. Grado de depresión de la superficie del fruto
10. Forma de la cavidad seminal

Anexo I. Diferentes genotipos revelados por los cuatro sistemas isoenzimáticos de la colección de *Carica papaya* L.

	Nº DE PLANTA	TIPO SEXUAL	PGI	SOD	PGM	ADH
ATG1	8	Hermafrodita	BB	BB	AA	BB
ATG1	9	Hembra	BB	AB	AA	BB
BBD11	3	Hermafrodita	AA	BB	AA	BB
BBD11	9	Hembra	AA	BB	AA	CC
BBD5	3	Macho	AA	AB	AB	BC
BBD5	4	Hembra	AB	AB	AB	BC
BBD6	1	Hembra	AB	BB	AB	BC
BBD6	3	Hermafrodita	BB	BB	AA	BB
BBD6	9	Macho	BB	BB	AB	BB
BBD7	1	Hembra	AB	BB	AA	BC
BBD7	4	Hermafrodita	AA	AB	AB	CC
CAPESES	6	Hermafrodita	AA	BB	AA	CC
CAPESES	4	Hembra	AA	BB	AA	CC
CR1	1	Hermafrodita	AA	BB	AA	BB
CUBA	8	Hermafrodita	BB	BB	BB	BB
CUBA	9	Hembra	BB	BB	BB	BB
DESHAIES	8	Macho	AB	AA	AB	BB
DESHAIES	9	Hembra	AB	AA	AB	BB
G1	1	Hembra	AB	AA	AB	BB
G104	1	Hembra	BB	AA	BB	BB
G104	9	Macho	AB	AB	BB	BB
G101	4	Hembra	BB	AA	AB	BB
G101	9	Macho	BB	AA	BB	BB
G2	5	Hembra	BB	BB	AA	BB
G2	9	Hermafrodita	BB	BB	AA	BB
G3	4	Hembra	AA	AA	AA	BB
G3	9	Macho	AA	AA	AA	BB
G59	1	Hembra	BB	AA	AA	BB
G62	1	Hembra	AB	AB	AA	BC
G64	1	Macho	BB	AB	AB	BB
G66	1	Macho	AB	AB	BB	BB
G67	1	Hermafrodita	BB	AB	BB	BB
G68	1	Hembra	AB	AB	AB	BB
G69	1	Hembra	AB	BB	AB	BB
G72	2	Macho	BB	AA	AA	BB
G72	9	Hembra	AB	AA	AA	BB
G72XG72	8	Hembra	AB	AA	AA	BB
G72XG72	9	Macho	BB	AA	AA	BB
G77	1	Hembra	BB	BB	AB	AA
G80	1	Hembra	AB	AB	BB	BB
GND11	5	Hembra	AB	AB	AA	BB
GND11	9	Macho	BB	BB	AA	BB
GND2	1	Hermafrodita	BB	BB	BB	BB
GND2	4	Hembra	BB	AB	BB	BB

GND2	7	Macho	BB	BB	BB	BB
GND3	2	Hermafrodita	BB	BB	AA	BB
GND3	3	Macho	BB	AB	BB	BB
GND4	1	Hermafrodita	AB	BB	BB	BB
GND5	3	Hermafrodita	BB	AB	AB	BB
GND5	9	Hembra	BB	AA	AA	BB
HC188	1	Hembra	AB	BB	AB	BB
MTQ1	7	Hembra	BB	AB	AB	BB
MTQ1	9	Macho	AA	BB	AB	BB
MTQ2	7	Hembra	BB	AB	BB	BB
MTQ2	9	Macho	BB	AB	BB	BB
SC1	2	Hembra	AB	BB	AA	BB
SCR1	1	Macho	AB	BB	AA	BB
SCR1	4	Hembra	AA	BB	AA	BB
SOLO	1	Hembra	AA	BB	AA	CC
SOLO	9	Hermafrodita	AA	BB	AA	CC
SVC1	2	Macho	BB	BB	AB	BB
SVC1	9	Hermafrodita	BB	BB	AB	AB
TND4	1	Hermafrodita	BB	BB	AA	BB
TND4	2	Hembra	BB	BB	AA	BB
TND8	1	Hermafrodita	AB	BB	AB	BC
TND8	4	Hembra	AA	AB	AA	BC
VL11	6	Hermafrodita	BB	BB	AB	AA
VL11	9	Hembra	BB	BB	AB	AB
VL12	1	Hembra	BB	AA	AA	BB
VL12	4	Macho	AB	AA	AB	BB
VL14	9	Macho	AB	AA	AA	BB
VL15	4	Macho	AB	AA	AA	BB
VL15	9	Hembra	AB	AA	AA	BB
VL17	1	Hembra	AA	BB	AB	CC
VL18	2	Hembra	AA	BB	AB	BB
VL18	8	Macho	AB	BB	AB	BB
VL19	8	Hermafrodita	BB	BB	AA	BB
VL19	9	Hembra	BB	BB	AA	BB
VL20	2	Hermafrodita	AB	AB	AA	BB
VL20	8	Hembra	AA	AB	AA	CC
VL20	9	Macho	AA	AB	AA	CC
VL4	5	Hermafrodita	BB	BB	AA	AB
VL4	9	Hembra	BB	BB	AB	BB
VL5	1	Macho	AB	AA	AA	BB
VL5	9	Hembra	AB	AA	AA	BB
VL6	1	Hermafrodita	BB	BB	AA	BB

Anexo J. Mapa de las Antillas



Anexo K. Tabla de datos para la construcción del árbol radial del análisis de las cuatro isoenzimas que presentaron polimorfismo (presencia o ausencia de la banda)

	TIPO SEXUAL	PGI-1	PGI-2	SOD-1	SOD-2	PGM-1	PGM-2	ADH-1	ADH-2	ADH-3
ATG1	Hermafrodita	0	1	0	1	1	0	0	1	0
ATG1	Hembra	0	1	1	0	1	0	0	1	0
BBD11	Hermafrodita	1	0	0	1	1	0	0	1	0
BBD11	Hembra	1	0	0	1	1	0	0	0	1
BBD5	Macho	1	0	1	0	1	0	0	1	0
BBD5	Hembra	1	0	1	0	1	0	0	1	0
BBD6	Hembra	1	0	0	1	1	0	0	1	0
BBD6	Hermafrodita	0	1	0	1	1	0	0	1	0
BBD6	Macho	0	1	0	1	1	0	0	1	0
BBD7	Hembra	1	0	0	1	1	0	0	1	0
BBD7	Hermafrodita	1	0	1	0	1	0	0	0	1
CAPE8	Hermafrodita	1	0	0	1	1	0	0	0	1
CAPE8	Hembra	1	0	0	1	1	0	0	0	1
CR1	Hermafrodita	1	0	0	1	1	0	0	1	0
CUBA	Hermafrodita	0	1	0	1	0	1	0	1	0
CUBA	Hembra	0	1	0	1	0	1	0	1	0
DESHAIES	Macho	1	0	1	0	1	0	0	1	0
DESHAIES	Hembra	1	0	1	0	1	0	0	1	0
G1	Hembra	1	0	1	0	1	0	0	1	0
G104	Hembra	0	1	1	0	0	1	0	1	0
G104	Macho	1	0	1	0	0	1	0	1	0
G101	Hembra	0	1	1	0	1	0	0	1	0
G101	Macho	0	1	1	0	0	1	0	1	0
G2	Hembra	0	1	0	1	1	0	0	1	0
G2	Hermafrodita	0	1	0	1	1	0	0	1	0
G3	Hembra	1	0	1	0	1	0	0	1	0
G3	Macho	1	0	1	0	1	0	0	1	0
G59	Hembra	0	1	1	0	1	0	0	1	0
G62	Hembra	1	0	1	0	1	0	0	1	0
G64	Macho	0	1	1	0	1	0	0	1	0
G66	Macho	1	0	1	0	0	1	0	1	0
G67	Hermafrodita	0	1	1	0	0	1	0	1	0
G68	Hembra	1	0	1	0	1	0	0	1	0
G69	Hembra	1	0	0	1	1	0	0	1	0
G72	Macho	0	1	1	0	1	0	0	1	0
G72	Hembra	1	0	1	0	1	0	0	1	0
G72XG72	Hembra	1	0	1	0	1	0	0	1	0
G72XG72	Macho	0	0	1	0	1	0	0	1	0
G77	Hembra	0	1	0	1	1	0	1	0	0
G80	Hembra	1	0	1	0	0	1	0	1	0
GND11	Hembra	1	0	1	0	1	0	0	1	0
GND11	Macho	0	1	0	1	1	0	0	1	0
GND2	Hermafrodita	0	1	0	1	0	1	0	1	0
GND2	Hembra	0	1	1	0	0	1	0	1	0
GND2	Macho	0	1	0	1	0	1	0	1	0

GND3	Hermafrodita	0	1	0	1	1	0	0	1	0
GND3	Macho	0	1	1	0	0	1	0	1	0
GND4	Hermafrodita	1	0	0	1	0	1	0	1	0
GND5	Hermafrodita	0	1	1	0	1	0	0	1	0
GND5	Hembra	0	1	1	0	1	0	0	1	0
HC188	Hembra	1	0	0	1	1	0	0	1	0
MTQ1	Hembra	0	1	1	0	1	0	0	1	0
MTQ1	Macho	1	0	0	1	1	0	0	1	0
MTQ2	Hembra	0	1	1	0	0	1	0	1	0
MTQ2	Macho	0	1	1	0	0	1	0	1	0
SC1	Hembra	1	0	0	1	1	0	0	1	0
SCR1	Macho	1	0	0	1	1	0	0	1	0
SCR1	Hembra	1	0	0	1	1	0	0	1	0
SOLO	Hembra	1	0	0	1	1	0	0	0	1
SOLD	Hermafrodita	1	0	0	1	1	0	0	0	1
SVC1	Macho	0	1	0	1	1	0	0	1	0
SVC1	Hermafrodita	0	1	0	1	1	0	1	0	0
TND4	Hermafrodita	0	1	0	1	1	0	0	1	0
TND4	Hembra	0	1	0	1	1	0	0	1	0
TND8	Hermafrodita	1	0	0	1	1	0	0	1	0
TND8	Hembra	1	0	1	0	1	0	0	1	0
VL11	Hermafrodita	0	1	0	1	1	0	1	0	0
VL11	Hembra	0	1	0	1	1	0	1	0	0
VL12	Hembra	1	0	1	0	1	0	0	1	0
VL12	Macho	1	0	1	0	1	0	0	1	0
VL14	Macho	1	0	1	0	1	0	0	1	0
VL15	Macho	1	0	1	0	1	0	0	1	0
VL15	Hembra	1	0	1	0	1	0	0	1	0
VL17	Hembra	1	0	0	1	1	0	0	0	1
VL18	Hembra	1	0	0	1	1	0	0	1	0
VL18	Macho	1	0	0	1	1	0	0	1	0
VL19	Hermafrodita	0	1	0	1	1	0	0	1	0
VL19	Hembra	0	1	0	1	1	0	0	1	0
VL20	Hermafrodita	1	0	1	0	1	0	0	1	0
VL20	Hembra	1	0	1	0	1	0	0	0	1
VL20	Macho	1	0	1	0	1	0	0	0	1
VL4	Hermafrodita	0	1	0	1	1	0	1	0	0
VL4	Hembra	0	1	0	1	1	0	0	1	0
VL5	Macho	1	0	1	0	1	0	0	1	0
VL5	Hembra	1	0	1	0	1	0	0	1	0
VL6	Hermafrodita	0	1	0	1	1	0	0	1	0